
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ÁREA BIOLOGIA VEGETAL)

MORFOLOGIA E DESENVOLVIMENTO FLORAL EM *CROTON* L. E *ASTRAEA*
KLOTZSCH (EUPHORBIACEAE *SENSU STRICTO*)

ORLANDO CAVALARI DE PAULA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do *Campus* de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Abril - 2010

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ÁREA BIOLOGIA VEGETAL)

MORFOLOGIA E DESENVOLVIMENTO FLORAL EM *CROTON* L. E *ASTRAEA*
KLOTZSCH (EUPHORBIACEAE *SENSU STRICTO*)

ORLANDO CAVALARI DE PAULA

Orientadora: Maria das Graças Sajo
Co-orientadora: Inês Cordeiro

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do *Campus* de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Abril - 2010

581.4 De-Paula, Orlando Cavalari
D419m Morfologia e desenvolvimento floral em Croton L. e
Astraea Klotzsch (Euphorbiaceae sensu stricto) / Orlando
Cavalari De-Paula. - Rio Claro : [s.n.], 2010
61 f. : il., figs., fots.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Maria das Graças Sajo
Co-Orientador: Inês Cordeiro

1. Anatomia vegetal. 2. Crotonoideae. 3. Embriologia. 4.
Estaminódios. 5. Nectários. 6. Pétalas. I. Título.

À minha família,

Dedico

“(…) Não o morto nem o eterno ou o divino, apenas o vivo, o pequenino calado, indiferente e solitário vivo. Isso eu procuro.”

Carlos Drummond de Andrade

AGRADECIMENTOS

À Prof.^a Dr.^a Maria das Graças Sajo pela orientação, pelas oportunidades oferecidas, pelo apoio nesses mais de três anos.

À Dr.^a Inês Cordeiro pela orientação, ajuda na escolha e coleta das espécies estudadas.

À Dr.^a Paula J. Rudall pelo suporte e constante incentivo.

Ao Dr. Gerhard Prenner pela ajuda no laboratório, pelas bibliografias, paciência e amizade.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa concedida (processo 2006/61641-0).

À Prof.^a Dr.^a Denise Maria Trombert de Oliveira pelos ensinamentos que têm me proporcionado crescimento pessoal e profissional nesses oito anos de amizade.

À Juliana Marzinek pela ajuda nas coletas, paciência, compreensão e carinho.

Ao Sr. Clemente José Campos, Prof. Dr. Julio A. Lombardi e Dr. Luís Carlos Bernacci pela ajuda nas coletas.

À todos os professores e funcionários do Departamento de Botânica em especial ao Ari e à Celinha pela ajuda nesses mais de três anos de convívio.

À todos do Jodrell Laboratory principalmente Vivien, Crissy, Elizabeth e Ana Cláudia pela ajuda durante o período de estágio. À Frances, Yvonne e Will pelo convívio, paciência e momentos agradáveis em Richmond.

Ao meu primo Michel pela amizade, companhia e pelos três meses de turismo em Londres que deixaram saudades.

À todos os colegas do curso em especial à Adriana, Ângela, Edson, Fábio, Henrique, Luis, Mayra, Odair, Paulo e Shirley.

Aos funcionários da Biblioteca e Seção de Pós Graduação pela paciência e disposição em atender.

Aos meus amigos pela compreensão e apoio.

À minha família pelo apoio incondicional.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO GERAL	3
REFERÊNCIAS.....	5
CAPÍTULO I - Morfologia, desenvolvimento e natureza do perianto e nectários nas flores em <i>Croton</i> L e <i>Astraea</i> Klotzsch (Euphorbiaceae-Malpighiales)	8
Resumo	9
Introdução	9
Material e métodos	12
Resultados	13
Discussão	19
Referências	26
Figuras	30
CAPÍTULO II – Morfologia e desenvolvimento da antera e do óvulo em <i>Croton</i> L. e <i>Astraea</i> Klotzsch (Euphorbiaceae)	38
Resumo	39
Introdução	39
Material e métodos	41
Resultados	43
Discussão	45
Referências	48
Figuras	56
CONSIDERAÇÕES FINAIS	61

RESUMO

Croton agrupa cerca de 1.200 espécies portadoras de flores bissexuais e representa um grupo complexo, sob o ponto de vista taxonômico e morfológico. *Astraea*, recentemente separada de *Croton* e com quem divide inúmeras características morfológicas, é um gênero pouco estudado. A natureza dos verticilos florais, especialmente nectários e estruturas filamentosas das flores pistiladas, é um assunto bastante controverso, nos dois gêneros. Estudos com as flores de *Croton* mostram o desenvolvimento do óvulo e da semente e outros apenas descrevem a morfologia do grão de pólen maduro. Entretanto, para o gênero *Astraea* nada se conhece até o momento.

Analisando o desenvolvimento, a vascularização e a morfologia de flores estaminadas e pistiladas, de *Croton* e *Astraea*, verificou-se que as estruturas filamentosas das flores pistiladas correspondem às pétalas presentes nas flores estaminadas, e que os nectários representam estames transformados; observou-se, inclusive, que flores pistiladas podem desenvolver estames em substituição aos nectários. Também foi possível apontar caracteres que apoiem a segregação de *Astraea* e *Croton*, embora os dois gêneros compartilhem inúmeras características morfológicas.

O estudo do desenvolvimento da antera e óvulo de duas espécies de *Astraea* e de sete de *Croton* mostrou a ocorrência de cristais estilóides, no tapete, e de idioblastos portadores de drusa, no endotécio; mostrou também, a presença de óvulos com os dois tegumentos de origem epidérmica e a diferenciação de megásporo funcional em posição micropilar. Esses aspectos, descritos pela primeira vez para a família, precisam ser melhor investigados a fim de se determinar sua ocorrência e distribuição, dentro do grupo, e avaliar melhor seu potencial taxonômico.

ABSTRACT

Croton comprises approximately 1,200 species with bisexual flowers and is a taxonomically and morphologically complex group. *Astraea*, which was recently separated from *Croton* and shares innumerable morphological characteristics, is still a poorly studied genus. The nature of the floral whorls, especially the nectaries and the filamentous structures of the pistillate flowers, is a controversial subject in both genera. Some studies with *Croton* flowers have examined the development of ovules and seeds, while others have only described the morphology of mature pollen grains. Very little is currently known about *Astraea*.

Analyses of the development, vascularization, and morphology of the staminate and pistillate flowers of *Croton* and *Astraea* demonstrated that the filamentous structures of the pistillate flowers represent transformed petals, and that nectaries represent transformed stamens in pistillate flowers; stamens were occasionally observed in place of nectaries. Many characteristics were observed that support the segregation of *Astraea* from *Croton*, although the two genera do share numerous morphological features.

An examination of the development of the anthers and ovules of two species of *Astraea* and seven species of *Croton* demonstrated the presence of styloid crystals in the tapetum as well as idioblasts with druses in the endothecia; ovules with two teguments of epidermal origin and the differentiation of a functional megaspore in a micropylar position were also observed. These aspects, described here for the first time for the family, need to be further investigated to determine their occurrence and distribution within the taxon, and to evaluate their taxonomic potential.

INTRODUÇÃO GERAL

Euphorbiaceae sensu lato (s.l.) pertence à ordem Malpighiales e, segundo estudos moleculares recentes (APG, 1998; WURDACK et al., 2005, DAVIS et al., 2007; WURDACK E DAVIS, 2009), representa um grupo artificial de onde foram retiradas as tribos Drypeteae, Galearieae e Pereae, atualmente incluídas nas famílias Putranjivaceae, Pandaceae e Peraceae, respectivamente, bem como as subfamílias Phyllanthoideae (exceto pela tribo Drypeteae) e Oldfieldioideae, atualmente em Phyllanthaceae e Picrodendraceae. *Euphorbiaceae sensu stricto (s.s.)* compreende quatro subfamílias: Cheilosoideae, Crotonoideae, Acalyphoideae e Euphorbioideae, segundo dados morfológicos e moleculares (GOLDBERG, 1986; TOKUOKA E TOBE, 1998; WURDACK et al., 2005; TOKUOKA E TOBE, 2006; TOKUOKA, 2007; DAVIS et al., 2007; WURDACK E DAVIS, 2009).

A subfamília Crotonoideae Burmeist. abriga 12 tribos e 74 gêneros de regiões tropicais e temperadas (WEBSTER, 1994; RADCLIFFE-SMITH, 2001) e encontra-se dividida em quatro grupos: as Adenoclineae *s.l.*, as Gelonieae, os crotonóides articulados e os crotonóides inaperturados (WURDACK et al., 2005). Crotonoideae tem se mostrado polifilética e determinados caracteres, como a presença de laticíferos e de pólen crotonóide, tradicionalmente interpretados como sinapomorfias, não são suportados por estudos moleculares (WURDACK et al., 2005). Já a ocorrência de vascularização no tegumento interno dos óvulos e sementes pode representar, segundo WURDACK et al. (2005), uma sinapomorfia para a subfamília.

Tanto *Croton* L. como *Astraea* Klotzsch encontram-se incluídos na subfamília Crotonoideae, dentro do grupo crotonóide inaperturado, que abrange representantes com pólen sem aberturas, óvulo com tegumento interno vascularizado e pétalas presentes em pelo menos um dos tipos florais (WURDACK et al., 2005). *Croton* reúne aproximadamente 1200 espécies de ambientes tropicais e subtropicais (WEBSTER, 1993; GOVAERTS et al., 2000),

facilmente reconhecidas por seus tricomas estrelados ou aciculares, inflorescências longas ou condensadas, látex, glândulas peciolares e limbo alaranjado quando senescentes (BERRY et al., 2005). Passou a ser considerado um grupo monofilético com a exclusão de sua seção *Astraea* (Klotzsch) Baill., elevada à categoria de gênero, e com a inclusão de *Crotonopsis* Michx., *Cubacroton* Alain, *Eremocarpus* Benth., *Julocroton* Mart. e *Moacroton* Croizat (BERRY et al., 2005; VAN EE et al., 2008; RIINA et al., 2009). *Astraea* é um gênero monofilético e irmão de *Croton* com quem compartilha inúmeras características morfológicas (BERRY et al., 2005). Representa um grupo exclusivamente americano com apenas 10 espécies, caracterizadas pela presença de folhas lobadas, receptáculo floral glabro, flores estaminadas com perianto imbricado, pétalas pilosas na base, filetes estreitos e estilete ramificado. Suas sementes são quadrangulares, rugosas e carunculadas (MILLER E WEBSTER, 1966; BERRY et al., 2005; CARUZO E CORDEIRO, 2007).

Dentro de Euphorbiaceae, as flores variam de completas, como em poucas espécies de *Jatropha*, a bastante reduzidas, como nos táxons com pseudantio (ciátio), com apenas um estame, na flor masculina, e um único pistilo na feminina. A morfologia do ciátio foi analisada recentemente, por PRENNER E RUDALL (2007), mas pouco se conhece sobre as flores de táxons portadores de inflorescências pouco condensadas (p.e. NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968). Em *Croton* e *Astraea* as flores são unissexuais e encontram-se reunidas em inflorescências terminais, geralmente com as pistiladas na porção basal e as estaminadas na parte apical (CARUZO E CORDEIRO, 2007). Cálice e corola estão presentes nas flores estaminadas (BAILLON, 1858; NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968), enquanto que na flor pistilada encontram-se apenas filamentos na posição das pétalas. Tais filamentos têm sido interpretados como pétalas reduzidas (BAILLON, 1858; NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968; WEBSTER, 1993; RADCLIFFE-SMITH,

2001; CARUZO E CORDEIRO, 2007) apesar de não vascularizados (NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968). Tanto nas flores estaminadas como nas pistiladas, ocorrem nectários que, apesar de origem desconhecida, têm sido denominados estaminódios (MICHAELIS, 1924) ou discos nectaríferos (CORDEIRO E CARUZO, 2007).

Determinados aspectos anatômicos e do desenvolvimento floral têm se mostrado importantes na sistemática de Euphorbiaceae servindo, inclusive, como base para a exclusão de Pandaceae (GOLDBERG, 1986) e Putranjivaceae (TOKUOKA E TOBE, 1998). Tal exclusão foi confirmada, posteriormente, por estudos moleculares (APG, 1998; WURDACK et al., 2005). Esses estudos reconheceram para Euphorbiaceae apenas os representantes uniovulados, sendo que os biovulados, anteriormente incluídos na família, são separados em duas famílias distintas: Phyllanthaceae e Picrodendraceae (APG, 1998; WURDACK et al., 2005).

Alguns aspectos embriológicos podem, também, representar sinapomorfias para determinadas Euphorbiaceae s.s.: somente em Crotonoideae, o tegumento interno dos óvulos é vascularizado (WURDACK et al., 2005) e, apenas o grupo monofilético dos crotonóides inaperturados, possui grãos de pólen sem aberturas.

Com o objetivo de esclarecer a natureza dos verticilos florais, de *Croton* e *Astraea*, e apontar características que corroborem a separação desses dois gêneros, foi estudado o desenvolvimento e a vascularização de flores pistiladas e estaminadas, bem como o desenvolvimento das anteras e óvulos.

REFERÊNCIAS

- APG. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 85, p. 531–553, 1998.
- BAILLON, H. *Étude générale du groupe des Euphorbiacées*. Paris: V. Masson, 1858. 79p.

- BERRY, P. E. et al. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotoneae (Euphorbiaceae *sensu stricto*) using ITS and trnL-trnF DNA sequence data. *American Journal of Botany*, v. 92, p. 1520–1534, 2005.
- CARUZO, M. B. R.; CORDEIRO, I. Sinopse da tribo *Crotonae* Dumort. (Euphorbiaceae *s.s.*) no Estado de São Paulo, Brasil. *Hoehnea*, v. 34, p. 571–585, 2007.
- DAVIS, C. C. et al. Floral gigantism in Rafflesiaceae. *Science*, v. 315, p. 1812, 2007.
- GOLDBERG, A. *Classification, Evolution and Phylogeny of the Families of Dicotyledons*. Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. 314p.
- GOVAERTS, R. et al. *World checklist of Euphorbiaceae (and Pandaceae)*. Kew: Royal Botanic Gardens, 2000. 1661p.
- MICHAELIS, P. Blütenmorphologische Untersuchungen an den Euphorbiaceen unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenie der Angiospermenblüte. *Botanische Abhandlungen*, v. 3, p. 1–150, 1924.
- MILLER, K. I.; WEBSTER, G. L. Chromosome numbers in the Euphorbiaceae. *Brittonia*, v. 18, p. 372–379, 1966.
- NAIR, N. C.; ABRAHAM, V. Floral morphology of a few species of Euphorbiaceae. *Proceedings Indian Academy Science*, v. B 56, p. 1–12, 1962.
- PRENNER, G.; RUDALL, P. J. Comparative ontogeny of the cyathium in *Euphorbia* (Euphorbiaceae) and its allies: Exploring the organ-flower-inflorescence boundary. *American Journal of Botany*, v. 94, n. 10, p. 1612–1629, 2007.
- RADCLIFFE-SMITH, A. *Genera Euphorbiacearum*. Kew: Royal Botanic Gardens, 2001. 455p.
- RIINA, R. et al. Molecular phylogenetics of the Dragon's Blood *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae): A polyphyletic assemblage unraveled. *Systematic Botany*, v. 42, p. 360–374, 2009.

- TOKUOKA, T. Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae sensu stricto based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution. *Journal of Plant Research*, v. 120, p. 511–522, 2007.
- TOKUOKA, T.; TOBE, H. Ovules and seeds in Crotonoideae (Euphorbiaceae): structure and systematic implications. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, v. 120, p. 165–186, 1998.
- _____. Phylogenetic analyses of Malpighiales using plastid and nuclear DNA sequences, with particular reference to the embryology of Euphorbiaceae sens. str. *Journal of Plant Research*, v. 119, p. 599–616, 2006.
- VAN EE, B. W. et al. Molecular phylogenetics and biogeography of the Caribbean-Centered *Croton* subgenus *Moacroton* (Euphorbiaceae s.s.). *The Botanical Review*, v. 74, p. 132–165, 2008.
- VENKATA-RAO, C.; RAMALAKSHMI, T. Floral anatomy of the Euphorbiaceae - I. Some non-cyathium taxa. *Journal of the Indian Botanical Society*, v. 47, p. 278–300, 1968.
- WEBSTER, G. L. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon*, v. 42, p. 793–823, 1993.
- _____. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 81, p. 33–144, 1994.
- WURDACK, K. J.; DAVIS, C. C. Malpighiales phylogenetics: Gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm. *American Journal of Botany*, v. 96, p. 1551–1570, 2009.
- WURDACK, K. J. et al. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid *rbcL* and *trnL-trnF* sequences. *American Journal of Botany*, v. 92, p. 1397–1420, 2005.

CAPÍTULO I

MORFOLOGIA, DESENVOLVIMENTO E NATUREZA DO PERIANTO E NECTÁRIOS NAS FLORES DE *CROTON* L. E *ASTRAEA* KLOTZSCH (EUPHORBIACEAE-MALPIGHIALES)

RESUMO

Croton agrupa cerca de 1.200 espécies portadoras de flores unissexuais e representa um grupo complexo, sob o ponto de vista taxonômico e morfológico. *Astraea*, recentemente separado de *Croton* com quem divide inúmeras características morfológicas, é um gênero pouco estudado. A natureza dos verticilos florais, no gênero *Croton*, é um assunto bastante controverso havendo dúvidas quanto à natureza dos nectários e das estruturas filamentosas das flores pistiladas. Estudando a ontogenia, a vascularização e a morfologia de flores estaminadas e pistiladas, de *Croton* e *Astraea*, foi possível esclarecer que estruturas filamentosas, das flores pistiladas, correspondem às pétalas das flores estaminadas e que os nectários representam estames transformados; observou-se inclusive que flores pistiladas podem desenvolver estames em substituição aos nectários. Com os resultados do presente estudo também foi possível apontar caracteres que apoiem a segregação de *Astraea* e *Croton*, embora os dois gêneros compartilhem inúmeras características morfológicas.

palavras chave: Crotonaceae; crotonóides inaperturados; estaminódios; evolução do nectário; flores obdiplostêmones; pétalas.

INTRODUÇÃO

Euphorbiaceae, *sensu lato*, pertence à ordem Malpighiales e tem se mostrado um grupo artificial em estudos moleculares recentes (vide WURDACK et al., 2005). Por exemplo, as análises do APG (1998), de DAVIS et al. (2007) e de WURDACK E DAVIS (2009) retiraram de Euphorbiaceae as tribos Drypeteae, Galearieae e Pereae, atualmente incluídas nas famílias Putranjivaceae, Pandaceae e Peraceae, respectivamente, bem como as subfamílias Phyllanthoideae (exceto pela tribo Drypeteae) e Oldfieldioideae, atualmente em Phyllanthaceae e Picrodendraceae. Euphorbiaceae, *sensu stricto*, compreende quatro subfamílias: Cheilosoideae, Crotonoideae, Acalyphoideae e Euphorbioideae, segundo dados

morfológicos e moleculares (WURDACK et al., 2005; TOKUOKA E TOBE, 2006; TOKUOKA, 2007; DAVIS et al., 2007; WURDACK E DAVIS, 2009). A subfamília Crotonoideae Burmeist. abriga 12 tribos e 74 gêneros, de regiões tropicais e temperadas (WEBSTER, 1994; RADCLIFFE-SMITH, 2001), distribuídos em quatro grupos: Adenoclineae *s.l.*, as Gelonieae, os crotonóides articulados e os crotonóides inaperturados (WURDACK et al., 2005). Crotonoideae tem se mostrado polifilética e determinados caracteres, tais como presença de laticíferos e de pólen crotonóide, tradicionalmente interpretados como sinapomorfias não são apoiados por estudos moleculares (WURDACK et al., 2005). Já a ocorrência de vascularização no tegumento interno dos óvulos e sementes pode representar, segundo WURDACK et al. (2005), uma sinapomorfia para as Crotonoideae.

Tanto *Croton* L. como *Astraea* Klotzsch encontram-se incluídos na subfamília Crotonoideae, dentro do clado crotonóides inaperturados, que abrange representantes com pólen sem aberturas, óvulo com tegumento interno vascularizado e pétalas presentes em pelo menos um dos tipos florais (WURDACK et al., 2005). *Croton* reúne aproximadamente 1.200 espécies de ambientes tropicais e subtropicais (WEBSTER, 1993; GOVAERTS et al., 2000), facilmente reconhecidas por seus tricomas estrelados ou aciculares, por suas inflorescências monóclinas longas ou condensadas, pela produção de látex, pelas glândulas peciolares e folhas alaranjadas quando senescentes (BERRY et al., 2005). Passou a ser considerado um grupo monofilético com a exclusão de sua seção *Astraea* (Klotzsch) Baill., elevada à categoria de gênero, e com a inclusão de *Crotonopsis* Michx., *Cubacroton* Alain, *Eremocarpus* Benth., *Julocroton* Mart. e *Moacroton* Croizat, anteriormente na tribo Crotonae (BERRY et al., 2005; VAN EE et al., 2008; RIINA et al., 2009). Essas modificações indicam a necessidade de uma revisão, nas seções delimitadas por WEBSTER (1993), e de estudos morfológicos que permitam reconhecer as sinapomorfias particulares aos taxa obtidos pelas análises moleculares (RIINA et al., 2009). *Astraea* é um gênero monofilético e irmão de *Croton* com

quem compartilha inúmeras características morfológicas (BERRY et al., 2005). Representa um grupo exclusivamente americano com apenas 10 espécies, caracterizadas pela presença de folhas profundamente lobadas, receptáculo floral glabro, flores estaminadas com peças do perianto imbricado, pétalas densamente pilosas na base e estiletes estreitos, avermelhados e densamente ramificados. Suas sementes são quadrangulares, rugosas e carunculadas (MILLER E WEBSTER, 1966; BERRY et al., 2005; CARUZO E CORDEIRO, 2007).

Dentro de Euphorbiaceae, as flores variam de completas, como em poucas espécies de *Jatropha*, a reduzidas como nos taxa com pseudantio (ciátio). O ciátio é uma inflorescência que apresenta brácteas fundidas em forma de cúpula, frequentemente com nectários extraflorais e apêndices petalóides vistosos; inclui uma única flor pistilada central e quatro ou cinco grupos de inflorescências masculinas parciais (PRENNER E RUDALL, 2007; PRENNER et al., 2008). Embora a morfologia dessas estruturas seja bastante estudada (ver revisão de PRENNER E RUDALL, 2007), poucos estudos se referem aos órgãos florais de taxa portadores de inflorescências não tão especializadas (p.e. NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968). Em *Croton* e *Astraea*, as flores são unissexuais e encontram-se reunidas em inflorescências terminais, geralmente com as pistiladas na porção basal e as estaminadas na parte apical (CARUZO E CORDEIRO, 2007). Cálice e corola estão presentes nas flores estaminadas (BAILLON, 1858; NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968), enquanto que na flor pistilada encontram-se apenas uma estrutura filamentosa na posição das pétalas. Tais estruturas filamentosas têm sido interpretados como pétalas reduzidas (BAILLON, 1858; NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968; WEBSTER, 1993; RADCLIFFE-SMITH, 2001; CARUZO E CORDEIRO, 2007), apesar de serem citados como não vascularizados (NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968). Em todas as espécies do gênero, aparece um nectário que é

formado por cinco lobos opostos às sépalas, nas flores estaminadas, ou se apresenta inteiro a variavelmente lobado, nas pistiladas (CARUZO E CORDEIRO, 2007). Esses nectários, apesar da origem desconhecida, têm sido denominados estaminódios (MICHAELIS, 1924) ou discos nectaríferos (CARUZO E CORDEIRO, 2007). Entretanto, segundo WEBERLING (1989), discos nectaríferos são somente aqueles que se desenvolvem a partir do receptáculo floral e trabalhos ontogenéticos com as flores de *Croton* não são encontrados.

Neste capítulo foi investigada a morfologia e o desenvolvimento das flores estaminadas e pistiladas, de *Croton* e *Astraea*, com o objetivo de esclarecer a natureza dos verticilos florais nesses gêneros.

MATERIAL E MÉTODOS

O material foi coletado em seu ambiente natural. Parte dele foi herborizado e incluído no Herbário Rioclarense (HRCB) e na Coleção de Fanerógamas do Herbário do Estado "Maria Eneyda P. Kaufmann Fidalgo" (SP), e parte foi fixado em FAA 50 (JOHANSEN, 1940), e estocado em etanol 50%. O material depositado no HRCB e SP e encontra-se assim identificado: *Astraea lobata* (L.) Klotzsch, De-Paula 10 (HRCB)–Botucatu, São Paulo; *A. praetervis* (Müll. Arg.) P.E. Berry, Cordeiro 3016 (SP)–Salvador, Bahia; *Croton floribundus* Spreng., De-Paula 25 (HRCB)–Botucatu, São Paulo; *C. fuscescens* Spreng., De-Paula 29 (HRCB)–São Paulo, São Paulo; *C. glandulosus* Müll. Arg., De-Paula 31 (HRCB)–Botucatu, São Paulo; *C. lundianus* (Didr.) Müll. Arg., De-Paula 26 (HRCB)–Jundiaí, São Paulo; *C. piptocalyx* Müll. Arg., De-Paula 28 (HRCB)–Campinas, São Paulo; *C. urucurana* Baill., De-Paula 30 (HRCB)–Botucatu, São Paulo; *C. triqueter* Lam., 3016 (SP)–Feira de Santana, Bahia.

Para o estudo anatômico, flores inteiras foram desidratadas em série etílica e incluídas em metacrilato Leica (Heidelberg, Germany), conforme indicação do fabricante. Em seguida

o material foi seccionado em micrótomo rotativo com 8–10 μm , os cortes corados com azul de toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'BRIEN et al., 1964) e montados com Entellan (Merck, Darmstadt, Germany). Os aspectos mais relevantes foram registrados em fotos digitais usando um microscópio Leica DMLB, com câmera DFC 290 (Wetzlar, Germany).

Para a análise da ontogenia floral, flores inteiras, em diferentes fases de desenvolvimento, foram cuidadosamente dissecadas e desidratadas em série alcoólica e no secador de ponto crítico, marca Autosamdri-815B CPD (Tousimis Research, Rockville, Maryland, USA), usando CO_2 como meio de transição. Em seguida as amostras foram montadas em suportes de alumínio, recobertas com platina, usando um “sputter coater” Emitech (Hailsham, UK) K550, e observadas num microscópio de varredura marca Hitachi (Tokyo, Japan) de campo de emissão fria SEM S-4700-II a 1 kV.

As ilustrações foram organizadas usando o programa Adobe Photoshop (Redwood City, California, USA) e em alguns casos o fundo foi removido. Os diagramas foram desenhados a partir de fotos digitais, usando o programa Adobe Illustrator (Redwood City, California, USA).

RESULTADOS

Ontogenia

Tanto em *Astraea* como em *Croton*, o primórdio floral se origina na axila de uma bráctea e de duas bractéolas laterais, formadas em tempos diferentes (FIGURAS 1A–C). Os primórdios de sépalas se desenvolvem em sequência espiral (FIGURA 1C), exceto para *C. fuscescens* e *C. triqueter*, com corola zigomorfa, cujas sépalas se iniciam lateralmente (FIGURAS 1D–E). Foram observados dois tipos cristais epicuticulares na superfície dos primórdios florais de *C. glandulosus*, *C. fuscescens* e *C. triqueter* (FIGURA 1F). Internamente às sépalas e alternos a elas, cinco primórdios dão origem a cinco estruturas

filamentosas, nas flores pistiladas (FIGURAS 1G, H, J), exceto em *C. triqueter* com apenas uma em posição abaxial (FIGURAS 1L–M) e por *C. fuscescens* sem nenhuma (FIGURA 1K). Internamente às estruturas filamentosas e opostos às sépalas, cinco pares de primórdios originam cinco nectários (FIGURAS 1H–I) que, em estágios posteriores, se fundem originando um disco; em *C. fuscescens* e *C. triqueter* o nectário tem a forma de arco (FIGURAS 1K–L). Nas flores pistiladas de *Astraea*, além das estruturas filamentosas alternas às sépalas, observam-se outras estruturas filamentosas alternas aos nectários (FIGURAS 1O–P). Em algumas flores pistiladas, primórdios que usualmente originariam nectários se desenvolvem em estames (FIGURA 1Q). O gineceu se origina a partir de três primórdios de carpelos (FIGURA 1G) que fundem-se num ovário sincárpico (FIGURAS 1N–O). O estigma é bifido (FIGURAS 1N, O, Q).

Como nas flores pistiladas, em *Astraea* e *Croton*, os cinco primórdios de sépalas se desenvolvem em sequência espiral e os primórdios de pétalas se originam em posição alterna a esses (FIGURA 2A). Os estames do verticilo externo se originam de primórdios opostos às sépalas e os demais verticilos alternam-se entre si (FIGURAS 2B–C). Ocasionalmente, observa-se um estame no centro da flor (FIGURA 2B). Como no caso das flores pistiladas, os nectários somente se originam após a formação dos elementos férteis (FIGURA 2D).

Vascularização nas flores pistiladas

O padrão de vascularização observado nas espécies de *Astraea* encontra-se na Figura 3A. Observam-se, no pedicelo, 10 feixes vasculares (FIGURA 3B) que divergem, no receptáculo, e originam três anéis de traços. Os 15 traços do anel externo são os 15 traços de sépalas (três para cada uma), que se apresentam unidas na base (FIGURA 3D). Os cinco traços do anel intermediário dirigem-se aos cinco estruturas filamentosas, observados internamente às sépalas e em posição alterna a elas (FIGURA 3C). Estes traços, entretanto,

nunca atingem o interior dessas estruturas (FIGURA 3D). Internamente às cinco estruturas filamentosas e em posição alterna a eles, observam-se cinco nectários, opostos às sépalas (FIGURA 3D), que não recebem vascularização. O gineceu é tricarpelar e o ovário é suprido por três feixes dorsais e por seis ventrais (FIGURAS 3E–F). Os estiletes são curtos, conatos e vascularizados pelos feixes dorsais de carpelo (FIGURA 3G), que se dividem e vascularizam o estigma ramificado (FIGURA 3H).

Em *Croton floribundus* (FIGURA 4A), *C. lundianus*, *C. piptocalyx* e *C. urucurana*, que possuem flores actinomorfas, também se observa um anel de 10 feixes vasculares (FIGURA 4B), na região do pedicelo. Na base do receptáculo, cinco desses feixes se dirigem para a periferia da estrutura (FIGURA 4C) e se ramificam em três, cada um (FIGURA 4D), originando os traços de sépalas. Na mesma altura da divergência desses traços, outros cinco, alternos a eles, divergem e se dirigem à base das estruturas filamentosas (FIGURA 4D), embora não atinjam seu o interior, como nas flores pistiladas de *Astraea*. Alternando com cada traço das estruturas filamentosas e oposto as sépalas, permanecem dois traços que não se dirigem para nenhuma peça floral (FIGURA 4D). As sépalas, estruturas filamentosas e nectários são unidos na base da flor (FIGURA 4E). O cálice é composto por cinco sépalas, cada uma irrigada por cinco feixes (FIGURA 4E). Internamente às sépalas e alternos a elas encontram-se cinco estruturas filiformes não vascularizadas (FIGURA 4E), embora na base de cada uma observe-se um traço vascular (FIGURA 4D). Cada uma das estruturas filamentosas tem aspecto secretor (FIGURAS 4H–J). O nectário é pentalobado com os lobos opostos às sépalas (FIGURA 4E). A organização e vascularização do gineceu são semelhantes às de *Astraea*.

Em *C. glandulosus* (FIGURA 4F), ocorrem 10 feixes vasculares no pedicelo, como em *Astraea*. Na base do receptáculo, cinco desses feixes divergem e constituem os traços de sépalas (FIGURAS 4G–H). Em posição alterna a esses feixes, divergem cinco traços que irão

irrigar as cinco estruturas filamentosas (FIGURAS 4G–I). Na região basal da flor, o cálice, as estruturas filamentosas, os nectários e o gineceu encontram-se fundidos (FIGURA 4H). O cálice é formado por cinco sépalas, cada uma com um único feixe vascular (FIGURA 4I). As estruturas filamentosas são alternas às sépalas e vascularizadas (FIGURAS 4H–I). Os nectários, aderidos às sépalas, são irrigados por divergências dos traços de sépala. O gineceu é tricarpelar e o ovário é suprido por três feixes dorsais e por três ventrais (FIGURAS 4H–I). O estilete é curto e vascularizado pelos feixes dorsais, que se ramificam e irrigam os lobos do estigma (FIGURA 4F).

Em *Croton floribundus*, *C. glandulosus*, *C. lundianus*, *C. piptocalyx* e *C. urucurana* as estruturas filamentosas possuem aspecto secretor (FIGURAS 5I) e dessa forma, as flores pistiladas, possuem dois verticilos secretores.

Em *C. fuscescens* e *C. triqueter*, que possuem flores zigomorfas, também ocorrem 10 feixes no pedicelo como em *Astraea*. Na base do receptáculo floral, divergem cinco conjuntos de traços (FIGURA 4K) que irão irrigar cada uma das cinco sépalas. Nessa mesma região, observam-se quatro porções de tecido nectarífero alternas aos conjuntos de traços de sépalas (FIGURA 4K). O cálice, zigomorfo, é formado por duas sépalas livres adaxiais e por três maiores e conatas na base, em posição abaxial (FIGURA 4L). Cada sépala maior possui 5–7 feixes vasculares e, cada uma das pequenas, somente um (FIGURA 4M). Alternas às sépalas menores, observa-se uma única estrutura filamentosa não vascularizada em *C. triqueter* (FIGURA 4L) e nenhuma em *C. fuscescens*. Nas duas espécies, o nectário ocupa posição adaxial e apresenta formato de semicírculo, sendo vascularizado por traços que divergem dos traços de sépala (FIGURA 4L). O gineceu é semelhante ao descrito para *C. glandulosus*, embora aqui o ovário seja zigomorfo (FIGURA 7I).

Em todas as espécies de *Croton* a epiderme do ovário apresenta inúmeros tricomas, ausentes em *Astraea* (FIGURAS 7F–G).

Vascularização nas flores estaminadas

Em *Astraea*, a flor estaminada (FIGURA 5A) é actinomorfa e possui, no pedicelo, um estelo em forma de ferradura (FIGURA 5B) que, na base do receptáculo, se divide em 10 traços: os cinco externos se dirigem para as sépalas e os cinco seguintes, alternos aos primeiros, para as pétalas (FIGURAS 5C–F). O cálice é formado por cinco sépalas unidas na base, cada uma com um único feixe vascular (FIGURA 5E), enquanto que a corola é composta por cinco pétalas livres e alternas às sépalas (FIGURAS 5E–F). Internamente às pétalas, observam-se cinco nectários livres entre si, adnatos ao andróforo e opostos às sépalas (FIGURAS 5D–E). Internamente aos nectários, ocorre um andróforo com três verticilos de cinco estames cada: o mais externo é oposto às pétalas e alternam-se às estruturas nectaríferas, o segundo alterna-se ao mais externo e o interno ao intermediário, ficando também oposto às pétalas (FIGURA 5F). Os estames são curvos no botão de modo que, em corte transversal, o filete aparece em posição externa à antera (FIGURA 5F). A vascularização da antera é dada por um feixe que percorre aproximadamente um terço do seu comprimento (FIGURA 5A).

Em *Croton*, as flores estaminadas exibem o mesmo padrão de vascularização que as de *Astraea*, embora o pedicelo apresente um anel de feixes (FIGURA 5H), e não um arco, e os nectários sejam vascularizados por traços que se ramificam no seu interior (FIGURA 5K), ao contrário dos de *Astraea*, que não são vascularizados.

Morfologia floral

Tricomas tectores e secretores são comuns nas sépalas de *Astraea* e *Croton* (FIGURAS 6A–D), sendo que os tectores se distribuem por toda a superfície (FIGURAS 6A, D) e os secretores restringem-se aos bordos dessas peças (FIGURAS 6A–D). Os tricomas secretores

são clavados, em *Astraea* (FIGURA 6A), e globoso em *Croton* (FIGURA 6D). Em *Astraea*, o tricoma é pluricelular, revestido por células epidérmicas alongadas e apresentam idioblastos cristalíferos internamente (FIGURAS 6B–C). A epiderme da sépala de *C. lundianus* é ornamentada (FIGURA 6E). As pétalas das flores estaminadas apresentam somente tricomas tectores tanto em *Astraea* como em *Croton* (FIGURAS 6J, L). Em *Astraea*, eles são moniliformes e aparecem no terço inferior dos bordos (FIGURAS 6J–K) enquanto que em *Croton* os tricomas são simples e encontram-se presentes na base e no ápice da pétala (FIGURA 6L). Em *C. lundianus* a superfície das pétalas é levemente papilosa (FIGURA 6M).

As estruturas filamentosas das flores pistiladas, internas e alternas às sépalas, apresentam-se bastante reduzidas, em *Astraea*, à semelhança do observado em estágios iniciais do desenvolvimento floral. Em *Croton*, essas estruturas são maiores e possuem aspecto secretor (FIGURAS 6H–I), como os tricomas das sépalas de *Astraea*, embora possuam um feixe vascular e sejam maiores (FIGURA 6J).

Os nectários são recobertos por epiderme unisseriada (FIGURAS 6Q–S) que, ocasionalmente apresenta estômatos (FIGURA 6N), e encontra-se revestida por cera epicuticular em forma de placas (FIGURA 6O). Internamente, os nectários são formados por células parenquimáticas portadoras de paredes espessadas e citoplasma denso com conteúdo fenólico, nas flores pistiladas de *Astraea* (FIGURA 6P), e por células portadoras de amiloplastos (predominantes) e de substâncias fenólicas, nas flores estaminadas (FIGURA 6R). Em *Croton*, os nectários são formados por três tipos celulares: células ricas em amiloplastos, seguidas por células com conteúdo fenólico e por idioblastos contendo drusas, tanto nas das flores pistiladas (FIGURA 6Q) como nas estaminadas (FIGURA 6S).

Nos dois tipos de flores de *Astraea* aparecem, também, outras estruturas filamentosas (FIGURAS 7A–C) que, nas flores pistiladas, se apresentam alternos aos nectários (FIGURAS 7A–B) e, nas estaminadas, não possuem padrão específico de distribuição (FIGURA 7C).

Os estames possuem filetes curvos no botão floral (FIGURA 7C), que se tornam eretos na flor madura (FIGURA 7D), tanto em *Astraea* como em *Croton*. Nos dois gêneros, as anteras são tetrasporangiadas (FIGURA 7E) e introrsas. O ovário, tricarpelar, apresenta superfície glabra em *Astraea* (FIGURA 7F) e pilosa em *Croton* (FIGURAS 7G–I), com os carpelos simétricos, exceto por *Croton fuscescens* e *Croton triqueter*, com flores zigomorfas e carpelo adaxial reduzido (FIGURAS 7H–I). A porção receptora do estigma é papilosa e secretora, em *Croton* (FIGURAS 7M–O), e formada por células alongadas não secretoras em *Astraea* (FIGURAS 7J–L).

DISCUSSÃO

Tanto em *Croton* como em *Astraea*, as flores estaminadas apresentam cálice e corola, com cinco elementos, cada um, enquanto que nas flores pistiladas somente o cálice é evidente, embora exista um verticilo formado por cinco estruturas filamentosas na posição das pétalas.

Nos dois tipos de flores, os primórdios de sépala se diferenciam numa sequência espiral, exceto pelas flores pistiladas de *C. fuscescens* e *C. triqueter*, que são zigomorfas e onde as sépalas se diferenciam no sentido lateral. Na flor em antese, as sépalas, conadas na base, possuem apenas um feixe vascular, em *Croton*, e três em *Astraea*, podendo se ramificar em níveis superiores.

Internamente às sépalas, e em posição alterna a elas, cinco primórdios originam pétalas nas flores estaminadas e estruturas filamentosas nas flores pistiladas, evidenciando uma semelhança ontogenética entre esses dois verticilos. Ao contrário das pétalas, com 1–3 feixes vasculares, as estruturas filamentosas de *Croton* e *Astraea* não são vascularizadas, em toda sua extensão, embora sempre apareçam traços associados a eles, pelo menos na porção basal. Somente em *Croton glandulosus* esses traços atingem o interior das estruturas filamentosas.

Com base no modelo de vascularização floral proposto por PURI (1951), que descreve os traços vasculares alternos às sépalas como traços de pétalas, pode-se considerar que as estruturas filamentosas de *Croton* e *Astraea* constituam pétalas reduzidas, corroborando a idéia de NAIR E ABRAHAM (1962) e de VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI (1968), que descreveram a ocorrência de corola nas flores pistiladas de *Croton*. A redução observada no feixe da estrutura filamentosa (vascularizado em *C. glandulosus* e somente com traço basal, nas demais espécies) sugere uma redução no verticilo interno do perianto que, em alguns gêneros de Crotonoideae, apresenta cinco elementos e, em outros, encontra-se ausente (BAILLON, 1858; NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968). Em *Croton fuscescens*, esse verticilo seria representado por apenas uma pétala.

Estruturas filamentosas, semelhantes às encontradas em *Astraea* e *Croton*, aparecem nas flores pistiladas de *Hevea* e *Codiaeum* (Crotonoideae) e em *Micrococca*, *Acalypha* e *Mercurialis* (Acalyphoideae) (BAILLON, 1858; NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968). Nesses casos, as estruturas filamentosas foram interpretados como estaminódios em *Hevea* (NAIR E ABRAHAM, 1962), como pétalas reduzidas em *Codiaeum* (NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968), e como nectários em *Micrococca* (VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968) e *Mercurialis* (BAILLON, 1858).

Cálice e corola não são constantes em Euphorbiaceae. Nas Crotonoideae, em geral, ocorrem os dois verticilos, exceto pelas flores estaminadas de *Hevea*, *Manihot* e *Baliaspermum* e pelas pistiladas de *Hevea* e *Manihot*, que possuem apenas cálice (NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968). Reconhece-se ainda, nas flores pistiladas, corola com dois verticilos em *Garcia* (BAILLON, 1858) e pétalas transformadas em estruturas filamentosas, em *Croton* e *Astraea*, conforme aqui defendido. Para a subfamília Cheilosoideae, as flores são descritas como monoperiantadas, apresentando

somente cálice (RADCLIFFE-SMITH, 2001), situação que também predomina nas Acalyphoideae (BAILLON, 1858; NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968; RADCLIFFE-SMITH, 2001). Nesta última subfamília, o cálice pode apresentar 2–12 sépalas (RADCLIFFE-SMITH, 2001) ou estar ausente nas flores pistiladas de *Homonoia* (VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968). Em Euphorbioideae, as flores estaminadas podem ser aperiantadas, possuir uma estrutura semelhante ao perianto (PRENNER E RUDALL, 2007; PRENNER et al., 2008) ou exibir apenas o cálice com 1–8 elementos (BAILLON, 1858; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968; RADCLIFFE-SMITH, 2001). No caso das flores pistiladas, o perianto é formado por 1–6 sépalas (BAILLON, 1858; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968; RADCLIFFE-SMITH, 2001) ou por uma estrutura de natureza não determinada, em *Neoguilaumnia*, *Euphorbia* e *Monandenum*, que diferencia tardiamente durante a ontogenia floral (PRENNER E RUDALL, 2007).

Devido a essa variação, WURDACK et al. (2005) acreditam que o perianto tenha um papel importante na especialização floral das Euphorbiaceae e apontam a ocorrência de pétalas, em pelo menos um dos tipos florais dos crotonóides inaperturados, como uma sinapomorfia para o grupo. A ideia de que as estruturas filamentosas das flores pistiladas, de *Croton* e *Astraea*, representam pétalas reduzidas e transformadas corrobora a afirmação desses autores.

Internamente ao perianto observam-se, nas flores de *Croton* e *Astraea*, estruturas descritas como “discos nectaríferos”, pela sua morfologia (CARUZO E CORDEIRO, 2007) ou como “nectários extraestaminais”, pela sua posição (WEBSTER, 1993; BERNARDELLO, 2007). Nas flores estaminadas, o “disco nectarífero” é formado por cinco nectários livres e externos aos estames em posição oposta às sépalas e alterna às pétalas. Esses nectários são vascularizados por divergências de traços das sépalas, em *Croton*, mas são avascularizados

em *Astraea*. Nas flores femininas, os nectários são livres e não vascularizados, em *Astraea*, e formam um anel vascularizado por traços de sépalas em *Croton*. Eles se originam a partir de cinco primórdios que se diferenciam tardiamente, sendo evidentes apenas após a formação dos demais elementos do órgão (ver FIGURAS 1H–I, 2D), e que aparecem em posição oposta às sépalas alternando-se às pétalas, no caso das flores estaminadas, ou às estruturas filamentosas, no caso das pistiladas.

Apesar de se originarem tardiamente, pela posição que ocupam, tanto os nectários das flores estaminadas como o anel nectarífero, das pistiladas, devem representar o verticilo externo de estames (associado às sépalas) transformados em estaminódios secretores. O fato dos nectários serem irrigados por divergências de traços de sépalas, na maioria das espécies, e dos estames, do verticilo externo, serem opostos às pétalas reforça essa interpretação. Além disso, flores femininas de *C. urucurana* mostram, ocasionalmente, estames desenvolvidos a partir dos primórdios opostos às sépalas que, normalmente, originariam nectários (FIGURA 1Q).

Nectários florais são comuns em outras Crotonoideae, ocorrendo nos dois tipos de flores de *Jatropha*, *Manihot*, *Baliaspermum*, *Codiaeum* e *Aleurites* e nas flores estaminadas de *Mozinna* e *Ricinocarpus* (BAILLON, 1858; NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968). Como em *Croton* e *Astraea*, nas flores estaminadas, os nectários são opostos às sépalas e os estames do verticilo externo são opostos às pétalas (BAILLON, 1858; NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968). Essas observações indicam que, também nesses gêneros, os nectários podem representar o verticilo externo de estames, sugerindo que a ocorrência de estaminódios secretores pode constituir uma sinapomorfia para as Crotonoideae.

Embora de natureza desconhecida, nectários florais estão presentes em outras Euphorbiaceae, como nas Acalyphoideae *Cluytia*, *Micrococca*, *Chrozophora*, *Argythamnia* e

Ditaxis (BAILLON, 1858; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968) e em algumas Cheilosoideae (RADCLIFFE-SMITH, 2001). Em Euphorbioideae, os nectários relacionados à reprodução não são, aparentemente, de origem floral e encontram-se associados à inflorescência (ciátio ou pseudântio) (PRENNER E RUDALL, 2007). Dentro de Malpighiales, nectários derivados de estames aparecem em Passifloraceae (CRONQUIST, 1981; BERNHARD, 1999), Violaceae (SMETS, 1986; VOGEL, 1998; FREITAS E SAZIMA, 2003), Linaceae (BROWN, 1938; CRONQUIST, 1981) Bonnetiaceae (DICKINSON E WEITZMAN, 1998), Clusiaceae (ROBSON, 1961; DECRAENE E SMETS, 1991) e Caryocaceae (DICKINSON, 1990; PRANCE E FREITAS DA SILVA, 1973), mas encontram-se ausentes em Rafflesiaceae e Peraceae, famílias irmãs de Euphorbiaceae (DAVIS et al., 2007; WURDACK E DAVIS, 2009).

Além de nectários, na maioria dos *Croton*, as estruturas filamentosas das flores pistiladas apresentam natureza glandular, observando-se flores com dois verticilos secretores, conforme sugerido por FREITAS et al. (2001) para *Croton sarcopetalus*. Nesses casos, o verticilo secretor externo seria formado por pétalas transformadas, as estruturas filamentosas, e o verticilo interno por estames modificados, os nectários. Nas flores de *C. triqueter* e *C. fuscecens*, com uma ou nenhuma estrutura filamentosa, o único verticilo secretor é formado por nectários; como nesses casos, os lobos dos nectários encontram-se alternos aos traços de sépalas (FIGURA 4K), pode-se pensar que eles sejam de natureza petalar. Entretanto, somente estudos mais detalhados poderão confirmar essa suposição.

A função dos nectários florais em *Croton* ainda não se encontra esclarecida. Em *C. suberosus*, que mostra indícios de anemofilia em sua biologia reprodutiva (DOMÍNGUEZ E BULLOCK, 1989), os nectários florais parecem não ser essenciais para a polinização. Entretanto, em *C. sarcopetalus*, espécie entomófila, tanto os nectários florais externos (interpretados no presente trabalho como pétalas) como os internos (aqui denominados

estaminódios) secretam frutose e glucose na antese (FREITAS et al., 2001). Além disso, os nectários externos permanecem no fruto onde secretam apenas glucose (FREITAS et al., 2001).

Nas flores de *Astraea*, observam-se, ainda, cinco estruturas filamentosas, que se origina depois dos nectários (FIGURAS 10–P) e ocupam posição alterna a estes e oposta às pétalas transformadas (FIGURAS 7A–C). Tais estruturas podem representar um verticilo adicional de estaminódios, embora a ausência de vascularização nesses elementos não apoie essa idéia. Sendo assim, somente estudos mais detalhados poderão indicar sua natureza. No bordo das sépalas, das flores pistiladas de *Astraea*, observam-se tricomas glandulares morfológicamente semelhantes a coléteres.

Os estames se originam a partir de primórdios diferenciados sincronicamente. Com relação ao número, ocorrem desde cinco estames em *C. glandulosus* até vinte em *C. urucurana*. Nesta última espécie, os traços de estames se dispõem em três verticilos (cinco traços cada), sendo o externo oposto às pétalas, o segundo alterno ao primeiro e o interno alterno ao segundo; os outros cinco estames são irrigados por traços do verticilo interno, que se dividem. Dois verticilos de estames parecem predominar em Crotonoideae e nas Euphorbiaceae, em geral, embora ocorram representantes com três verticilos em todas as subfamílias (BAILLON, 1858; NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968). Como observado para *Croton*, o número de estames varia em Euphorbiaceae (RADCLIFFE-SMITH, 2001), encontrando-se apenas um, em determinadas Euphorbioideae, ou muitos, em algumas Crotonoideae e Acalyphoideae (BAILLON, 1858; NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968; PRENNER E RUDALL, 2007; PRENNER et al., 2008). Quanto à posição, os estames do verticilo externo aparecem opostos às sépalas ou alternos a elas, em todas as subfamílias, embora a segunda situação predomine em Crotonoideae.

Apesar de descritos como livres (RADCLIFFE-SMITH, 2001), em *Croton* os estames estão unidos em um andróforo, concordando com as observações de VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI (1968) e NAIR E ABRAHAM (1962). Essa condição parece ocorrer mais comumente em Crotonoideae, mas também pode ser encontrada em Acalyphoideae como em *Micrococca*, *Acalypha* e *Chrozophora* e, mais raramente, em Euphorbioideae como em *Maprounea* (VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968).

Como na maioria das Euphorbiaceae (RADCLIFFE-SMITH, 2001), o ovário em *Croton* é tricarpelar, trilocular e possui um único óvulo por lóculo. Ele é irrigado por três feixes dorsais, como em outros representantes da família (NAIR E ABRAHAM, 1962; VENKATA-RAO E RAMALAKSHMI, 1968), e por seis feixes ventrais, em *Astraea* e por três em *Croton*. Em *C. glandulosus*, o ovário é adnato ao hipanto e, em *C. fuscescens* e *C. triqueter* (seção Julocroton), o carpelo adaxial é menor originando um ovário zigomorfo. A zigomorfia, considerada uma sinapomorfia para a seção Julocroton, também aparece de maneira discreta nas flores dos demais *Croton* e de *Astraea*, que apresentam perianto pentâmero e gineceu tricarpelar (FIGURA 1G).

Os resultados aqui obtidos sugerem novas interpretações para os nectários, das flores pistiladas e estaminadas de *Croton* e *Astraea*, e para as estruturas filamentosas, das flores pistiladas, desses dois gêneros. Suportam, também, a segregação de *Astraea* que possui estruturas semelhantes aos coléteres, nas sépalas (ausentes em *Croton*), tricomas moniliformes nas pétalas (simples em *Croton*) e nectários avascularizados (vascularizados em *Croton*). Além disso, em *Astraea*, as estruturas filamentosas, aqui interpretadas como pétalas, são bastante reduzidas e não possuem natureza secretora, ao contrário do observado para *Croton* com estruturas filamentosas desenvolvidas e secretoras, em vários representantes. Os resultados apontam, ainda, a necessidade de uma investigação mais detalhada da morfologia floral dos grupos basais (crotonóides articulados e subfamília Cheilosoideae), para melhor

entender os processos morfológicos envolvidos na especialização desses órgãos em Euphorbiaceae.

REFERÊNCIAS

- APG. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 85, p. 531–553, 1998.
- BAILLON, H. *Étude générale du groupe des Euphorbiacées*. Paris: V. Masson, 1858. 79p.
- BERNARDELLO, G. A systematic survey of floral nectaries. In: NICOLSON, S. W. et al. (Ed.). *Nectaries and nectar*. Dordrecht: Springer, 2007. Cap. 2. p. 19–128.
- BERNHARD, A. Flower structure, development, and systematics in Passifloraceae and in *Abatia* (Flacourtiaceae). *International Journal of Plant Sciences*, v. 160, p. 135–150, 1999.
- BERRY, P. E. et al. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotoneae (Euphorbiaceae *sensu stricto*) using ITS and trnL-trnF DNA sequence data. *American Journal of Botany*, v. 92, p. 1520–1534, 2005.
- BROWN, W. The bearing of nectaries on the phylogeny of flowering plants. *Proceedings of the American Philosophical Society*, v. 79, p. 549–595, 1938.
- CARUZO, M. B. R.; CORDEIRO, I. Sinopse da tribo *Crotoneae* Dumort. (Euphorbiaceae *s.s.*) no Estado de São Paulo, Brasil. *Hoehnea*, v. 34, p. 571–585, 2007.
- CRONQUIST, A. *An integrated system of classification of flowering plants*. New York: Columbia University Press, 1981. 1262p.
- DAVIS, C. C. et al. Floral gigantism in Rafflesiaceae. *Science*, v. 315, p. 1812, 2007.
- DECRAENE, L. P. R.; SMETS, E. F. Androecium and floral nectaries of *Harungana madagascariensis* (Clusiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, v. 178, p. 179–194,

- 1991.
- DICKINSON, W. C. A study of the floral morphology and anatomy of the Caryocaraceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, v. 117, p. 123–137, 1990.
- DICKINSON, W. C.; WEITZMAN, A. L. Floral morphology and anatomy of Bonnetiaceae. *Journal of Torrey Botanical Society*, v. 125, p. 268–286, 1998.
- DOMÍNGUEZ, C. A.; BULLOCK, S. H. La reproducción de *Croton suberosus* (Euphorbiaceae) en luz y sombra. *Revista de Biología Tropical*, v. 37, p. 1–10, 1989.
- FREITAS, L. et al. Nectaries and reproductive biology of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 136, p. 267–277, 2001.
- FREITAS, L.; SAZIMA, M. Floral biology and pollination mechanisms in two *Viola* species – from nectar to pollen flowers? *Annals of Botany*, v. 91, p. 311–3117, 2003.
- GOVAERTS, R. et al. *World checklist of Euphorbiaceae (and Pandaceae)*. Kew: Royal Botanic Gardens, 2000. 1661p.
- JOHANSEN, D. A. *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book, 1940. 523p.
- MICHAELIS, P. Blütenmorphologische Untersuchungen an den Euphorbiaceen unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenie der Angiospermenblüte. *Botanische Abhandlungen*, v. 3, p. 1–150, 1924.
- MILLER, K. I.; WEBSTER, G. L. Chromosome numbers in the Euphorbiaceae. *Brittonia*, v. 18, p. 372–379, 1966.
- NAIR, N. C.; ABRAHAM, V. Floral morphology of a few species of Euphorbiaceae. *Proceedings Indian Academy Science*, v. B 56, p. 1–12, 1962.
- O'BRIEN, T. P. et al. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma*, v. 59, n. 368–373, 1964.
- PRANCE, G. T.; FREITAS DA SILVA, M. F. *Caryocaraceae. Flora Neotropica Monograph 12*. New York: The New York Botanical Garden, 1973. 75p.

- PRENNER, G. et al. The branching stamen of *Ricinus* and the homologies of the angiosperm stamen fascicle. *International Journal of Plant Sciences*, v. 169, p. 735–744, 2008.
- PRENNER, G.; RUDALL, P. J. Comparative ontogeny of the cyathium in *Euphorbia* (Euphorbiaceae) and its allies: Exploring the organ-flower-inflorescence boundary. *American Journal of Botany*, v. 94, n. 10, p. 1612–1629, 2007.
- PURI, V. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *The Botanical Review*, v. 17, p. 471–553, 1951.
- RADCLIFFE-SMITH, A. *Genera Euphorbiacearum*. Kew: Royal Botanic Gardens, 2001. 455p.
- RIINA, R. et al. Molecular phylogenetics of the Dragon's Blood *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae): A polyphyletic assemblage unraveled. *Systematic Botany*, v. 42, p. 360–374, 2009.
- ROBSON, N. K. B. Gutiferae. In: EXEL, A. W.; WILL, H. (Ed.). *Flora Zambesiaca 1*. London: Crown Agents for Overseas Governments and Administrations, 1961. p. 371–375.
- SMETS, E. F. Localization and systematic importance of the floral nectaries in the Magnoliatae (Dicotyledons). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*, v. 56, p. 51–76, 1986.
- TOKUOKA, T. Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae sensu stricto based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution. *Journal of Plant Research*, v. 120, p. 511–522, 2007.
- TOKUOKA, T.; TOBE, H. Phylogenetic analyses of Malpighiales using plastid and nuclear DNA sequences, with particular reference to the embryology of Euphorbiaceae sens. str. *Journal of Plant Research*, v. 119, p. 599–616, 2006.
- VAN EE, B. W. et al. Molecular phylogenetics and biogeography of the Caribbean-Centered

- Croton* subgenus *Moacroton* (Euphorbiaceae s.s.). *The Botanical Review*, v. 74, p. 132–165, 2008.
- VENKATA-RAO, C.; RAMALAKSHMI, T. Floral anatomy of the Euphorbiaceae - I. Some non-cyathium taxa. *Journal of the Indian Botanical Society*, v. 47, p. 278–300, 1968.
- VOGEL, S. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives: III. Nectar ducts. *Flora*, v. 193, p. 113–131, 1998.
- WEBSTER, G. L. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon*, v. 42, p. 793–823, 1993.
- _____. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 81, p. 33–144, 1994.
- WERBERLING, F. *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. 405p.
- WURDACK, K. J.; DAVIS, C. C. Malpighiales phylogenetics: Gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm. *American Journal of Botany*, v. 96, p. 1551–1570, 2009.
- WURDACK, K. J. et al. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid *rbcL* and *trnL-trnF* sequences. *American Journal of Botany*, v. 92, p. 1397–1420, 2005.

FIGURAS

Figura 1. Primórdios de flores pistiladas de *Astraea* e *Croton* (MEV). (A–B) *Croton fuscescens*, primórdio floral na axila de bráctea (A) e bractéolas (B). (C) *C. glandulosus*, cinco primórdios de sépalas. (D–F) *Croton fuscescens*, desenvolvimento lateral de sépalas (D–E) e cristais de cera (F). (G) *A. lobata*, cinco primórdios de estruturas filamentosas (seta) alternos às sépalas e três primórdios de carpelos, note o plano de simetria da flor (linha tracejada). (H–J) *C. piptocalyx*, carpelos unidos, filamentos (seta) alternos às sépalas e primórdios de nectário. (K) *Croton fuscescens*, nectário em forma de arco. (L–M) *C. triqueter*, nectário em forma de arco (L) e detalhe do filamento abaxial (M). (N) *C. urucurana*, ovário sincárpico e estigmas bifurcados. (O–P) *A. lobata*, filamentos alternos aos nectários. (Q) *C. urucurana*, primórdios de estames e sem nectários. (R) *Croton fuscescens*, gineceu em estágio final de diferenciação. b = bráctea, bl = bractéola, c = carpelo, f = ápice floral, fs = estrutura filamentosa, g = gineceu, n = nectário, s = sépala. Barras = 500 µm em J–L, O; 200 µm em G–H, M–N, Q–R; 100 µm em C–E, I; 50 µm em A–B, P; 5 µm em F.

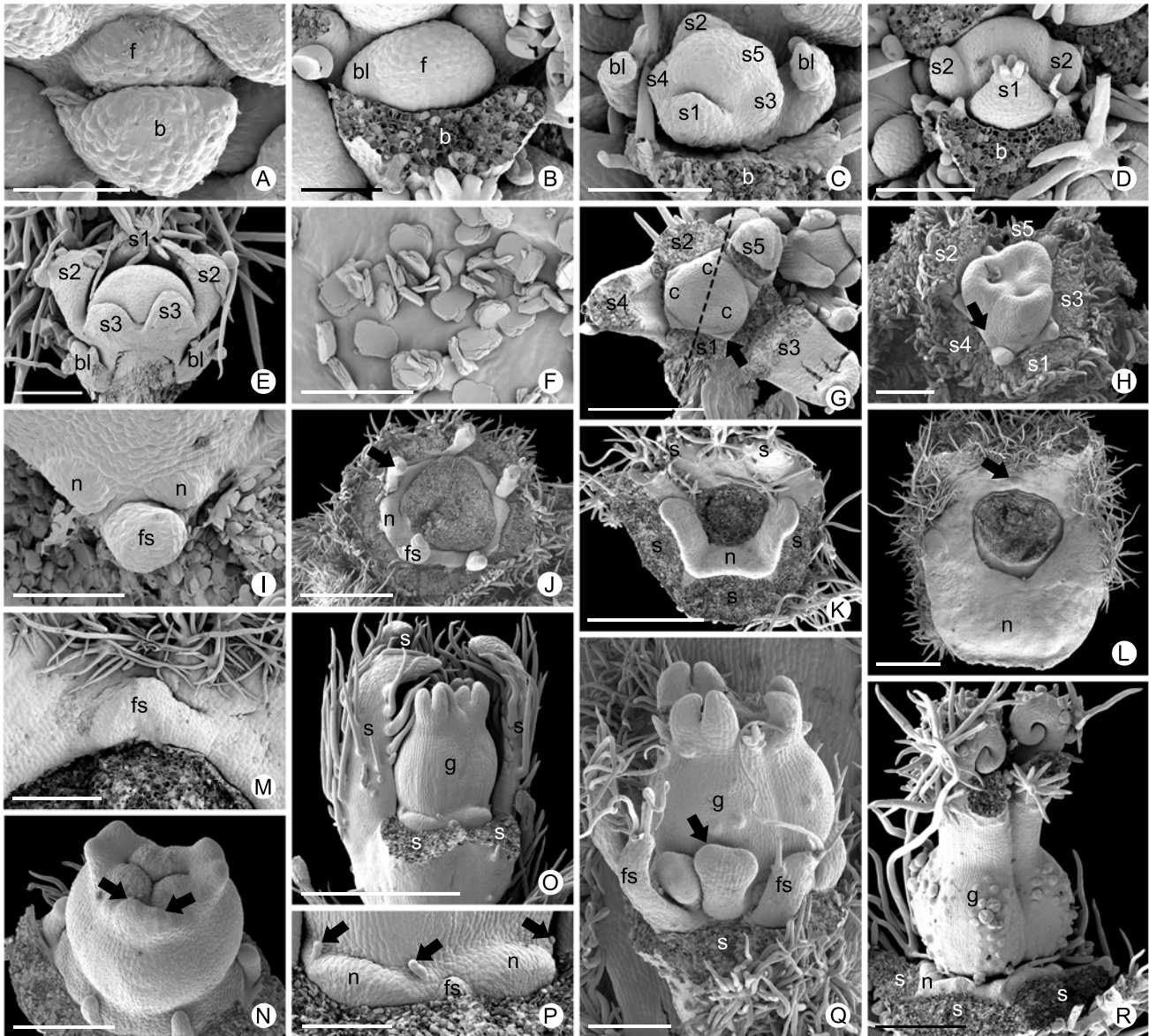


Figura 2. Primórdios de flores estaminadas de *Astraea* e *Croton* (MEV). (A) *C. glandulosus* com sépalas, primórdios de pétalas (asterisco) e primórdios de estames opostos às sépalas. (B) *C. fuscescens* com pétalas (sépalas removidas) e primórdios de estames. (D) *C. lundianus* com primórdio de nectário se diferenciando após os estames estarem formados. a = androceu, p = pétala, n = nectário, s = sépala. Barras = 500 μm em C; 200 μm em A, D; 100 μm em B.

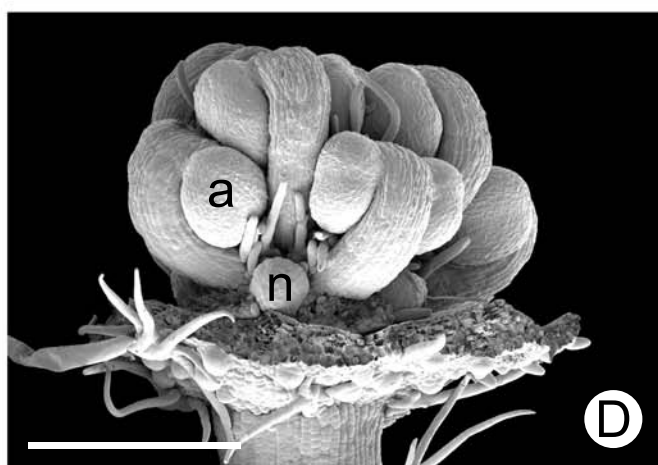
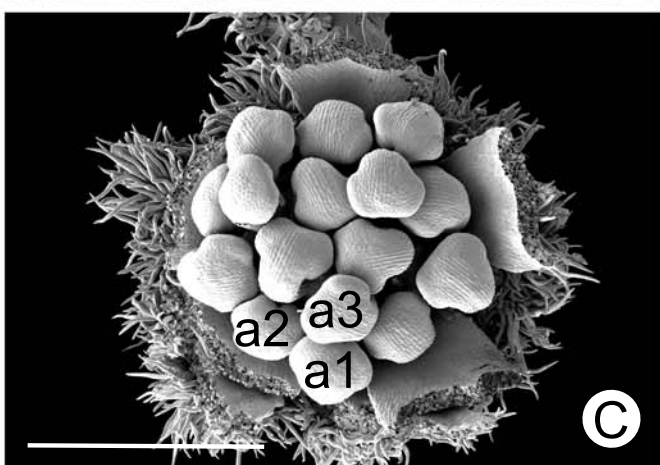
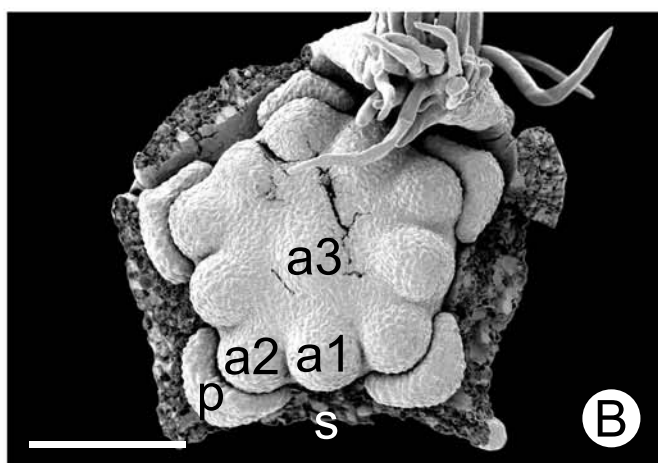
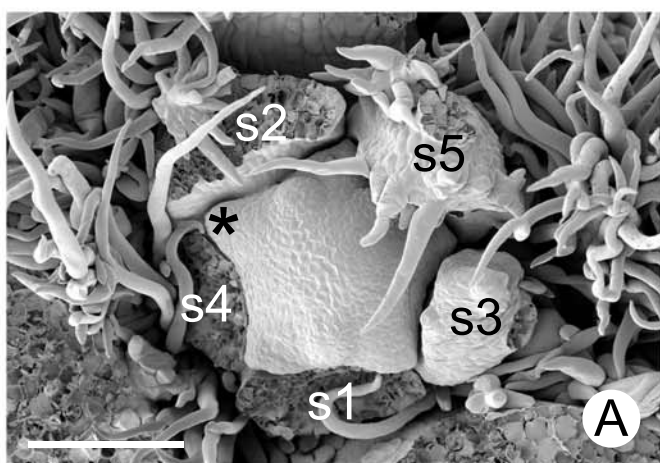


Figura 3. Vascularização da flor pistilada de *Astraea lobata*. (A) Flor em corte longitudinal, indicando a região onde foram obtidos os cortes transversais seguintes. (B) Pedicelo com 10 feixes vasculares. (C) Receptáculo; notar a divergência dos traços de sépalas, pétalas e estames. (D) Base das sépalas com estruturas filamentosas (seta) e nectários (cinza). (E) Região mediana do ovário. (F) Ápice do ovário onde se dá a emissão dos traços para os óvulos. (G) Estilete. (H) Estigma. at = traços de estame, db = feixes dorsais do carpelo, dt = traços dorsais do carpelo, ft = traços das estruturas filamentosas, n = nectário, ov = óvulo, ot = traço ovular, s = sépala, seta = estruturas filamentosas, sg = estigma, sgb = feixe do estigma, sgt = traço do estigma, sl = estilete, sl = estilete, st = traço de sépala, vb = feixes ventrais do carpelo, vt = traços ventrais do carpelo. Barras = 200 μ m em todas.

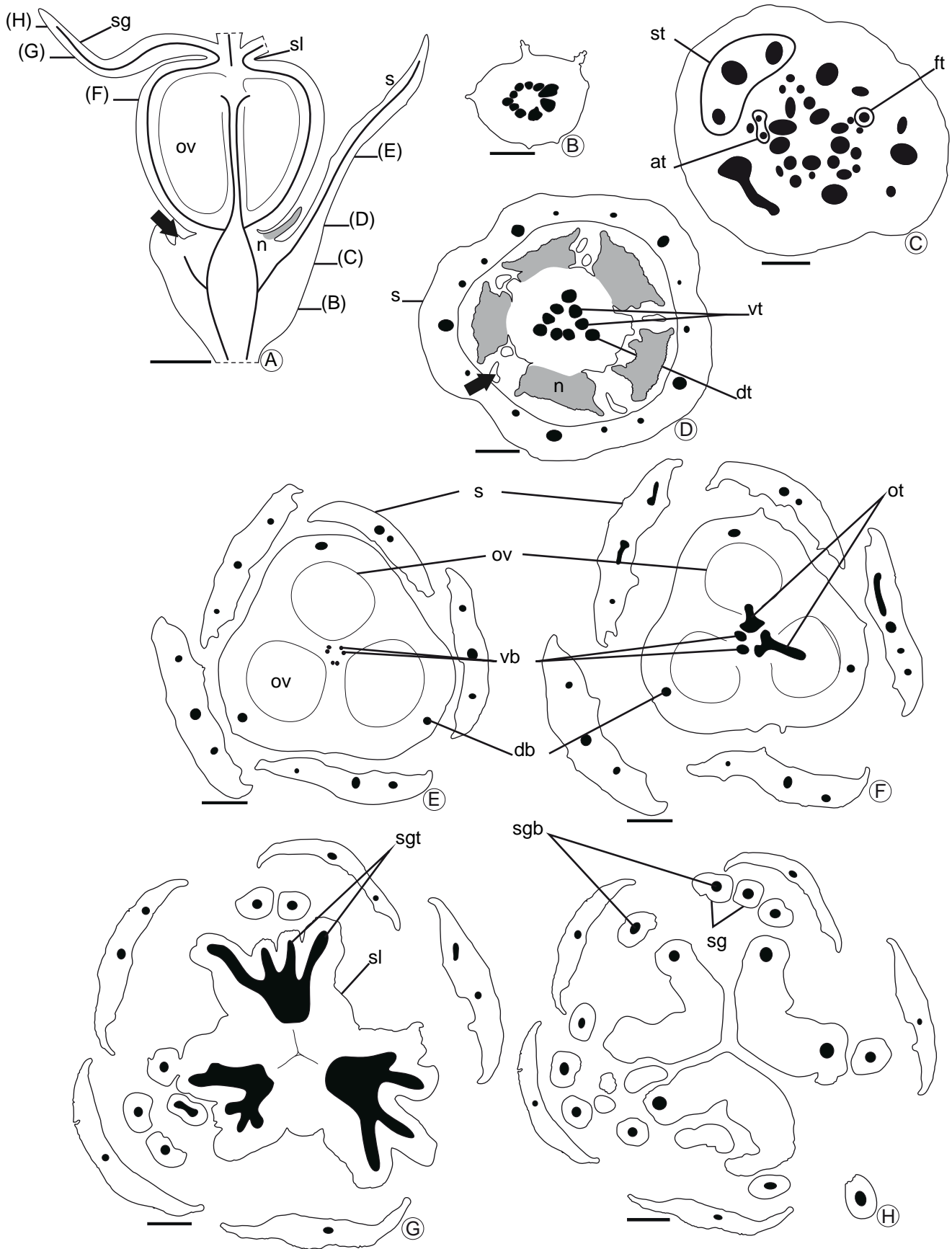


Figura 4. Vascularização da flor pistilada de *Croton*. (A–E) *Croton floribundus*. (A) Flor em corte longitudinal, indicando a região onde foram obtidos os cortes transversais seguintes. (B) Pedicelo com 10 feixes. (B) Receptáculo; notar a divergência dos traços de sépalas. (D) Receptáculo mostrando a base dos nectários (cinza); notar a divergência dos traços de pétalas e estames. (E) Base das sépalas com estruturas filamentosas e nectários (cinza); notar a divergência dos traços dorsais de carpelo. (F–I) *Croton glandulosus*. (F) Flor em corte longitudinal, indicando a região onde foram obtidos os cortes transversais seguintes. (G) Base do receptáculo; notar a divergência dos traços dos filamentos e dos dorsais e ventrais de carpelo. (H) Região basal da flor. (I) Região mediana da flor; notar os nectários aderidos as sépalas bem como os filamentos são vascularizados. (J–M) *Croton triqueter*. (J) Flor em corte longitudinal, indicando a região onde foram obtidos os cortes transversais seguintes. (K) Base do receptáculo; notar regiões de tecido nectarífero (cinza) opostas aos grupos de traços de sépalas. (L) Base das sépalas com traços de estames na região abaxial, feixes carpelares, na região central, e uma única estrutura filamentosa não glandular, na região adaxial. (M) Região basal das sépalas e gineceu, e mediana do nectário (cinza); notar a zigomorfia floral. at = traço de estame, db = feixe dorsal, dt = traço dorsal fb = feixe das estruturas filamentosas, ft = traço das estruturas filamentosas, g = gineceu, lo = lóculo, n = nectário, nt = traço de nectário, ov = óvulo, s = sépala, sb = feixe de sépala, seta = estruturas filamentosas, sg = estigma, sl = estilete, st = traço de sépala, vb = feixe ventral, vt = traço ventral do carpelo. Barra: 400 µm em A–E, G–H, J–M; 200 µm em F, I.

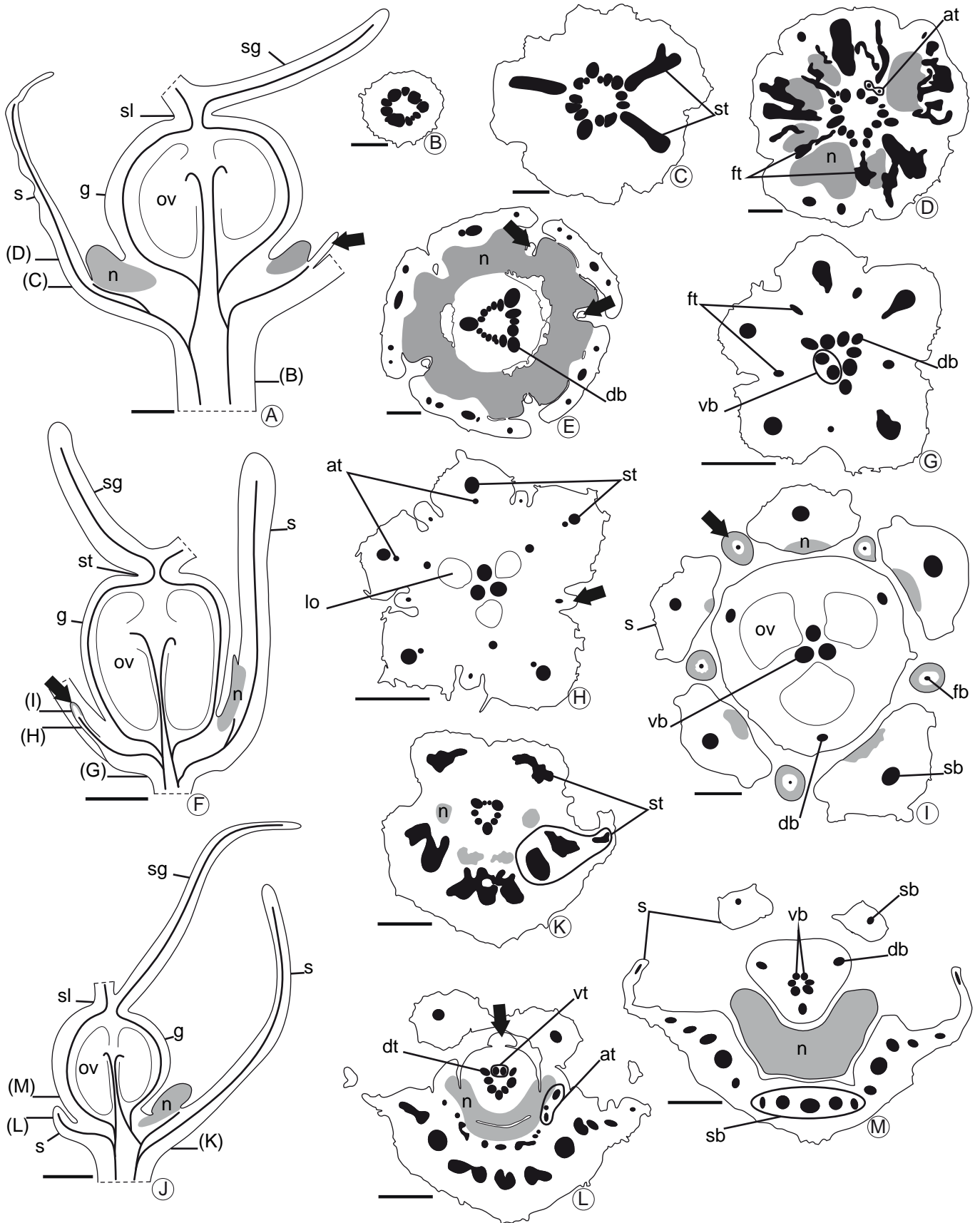


Figura 5. Vascularização da flor estaminada de *Astraea* e *Croton*. (A–F) *Astraea praetervis*.

(A) Flor em corte longitudinal, indicando a região onde foram obtidos os cortes transversais seguintes. (B) Pedicelo. (C) Base do receptáculo onde divergem traços de sépalas. (D) Região basal da flor; note a divergência dos feixes de pétala. (E) Região mediana dos nectários e basal do andróforo; note a divergência dos feixes de estame (setas). (F) Região mediana da antera. (G–L) *Croton piptocalyx*. (G) Flor em corte longitudinal, indicando a região onde foram obtidos os cortes transversais seguintes. (H) Pedicelo. (I) Base do receptáculo. (J) Região mediana do receptáculo. (K) Detalhe da base do nectário. (L) Região mediana dos nectários e basal do andróforo; note a divergência dos traços de estames, cujo verticilo mais externo é oposto às pétalas. af = andróforo, at1 = traços de estames do verticilo externo, at2 = traços de estames do segundo verticilo, at3 = traços de estames do verticilo interno, e = estame, n = nectário, nb = feixe do nectário, pb = feixe de pétala, pt = traço de pétala, s = sépala, sb = feixe de sépala, st = traço de sépala. Barras = 200 μ m em A–F; 400 μ m em G–L.

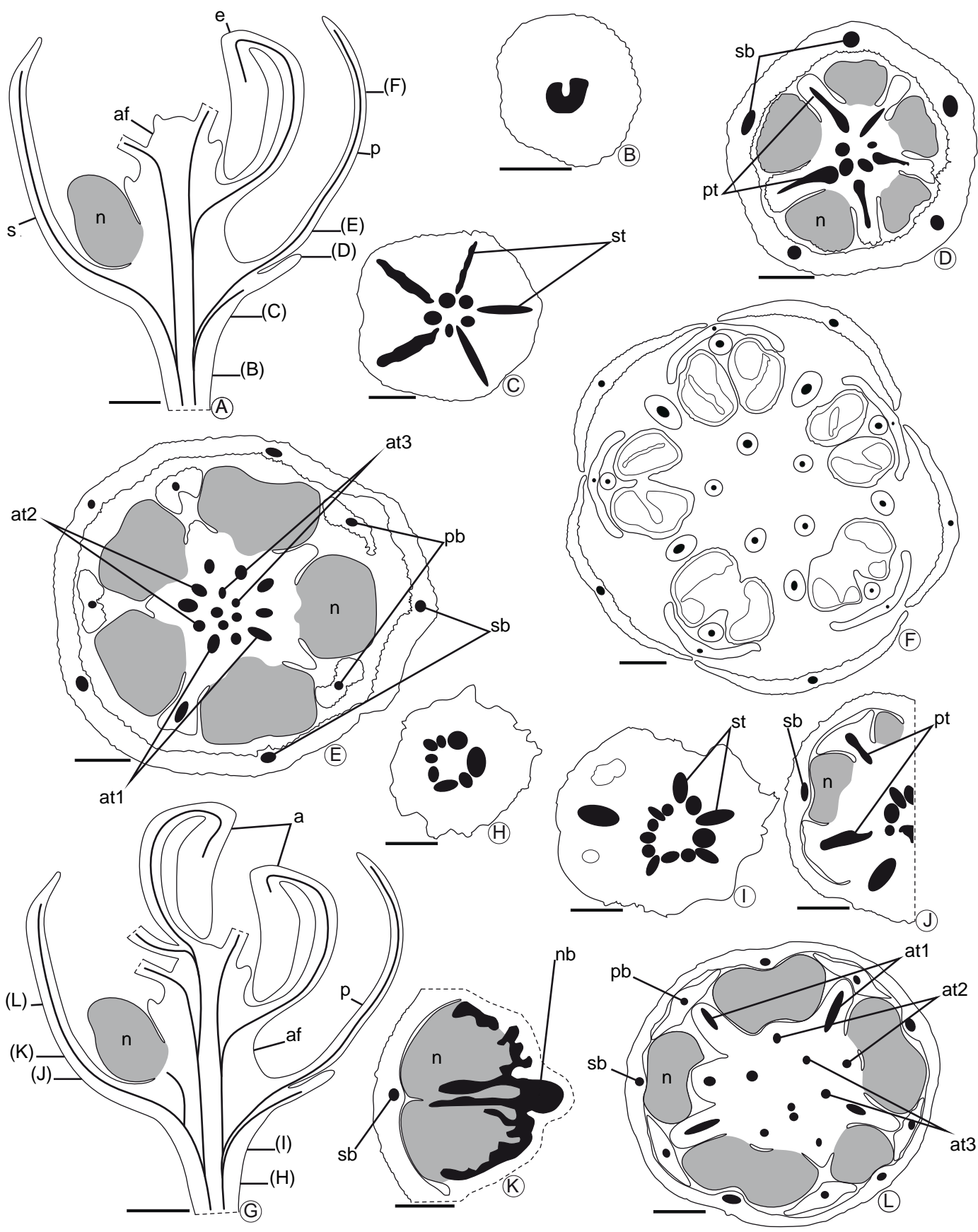


Figura 6. Aspectos da flor desenvolvida de *Croton* (D–E, G–I, L–O, Q, S) e *Astraea* (A–C, F, J–K, P, R). (A) Sépala de *Astraea lobata*. (B–C) *Astraea lobata*, detalhe do tricoma indicado em A em corte longitudinal (B) e transversal (C). (D) Sépala de *C. lundianus*. (E) Detalhe da epiderme da sépala de *C. lundianus*. (F) Flor pistilada de *A. lobata*, com sépalas e nectários removidos, mostrando uma das estruturas filamentosas que se alternam às sépalas. (G) Estrutura filamentosa presente na flor feminina de *C. glandulosus*. (H–I) *C. glandulosus*, cortes transversais na região mediana (H) e basal (I) da estrutura mostrada na figura G. (J) Pétala de *A. praetervis*a. (K) *A. praetervis*a; detalhe dos tricomas indicados na figura J. (L) Pétala de *C. lundianus*. (M) *C. lundianus*, detalhe da epiderme da pétala. (N) Nectário de *C. glandulosus* com estômato. (O) e cristais de ceras epicuticulares. (P–S) Cortes transversais de nectário. (P) Flor pistilada de *A. lobata*. (Q) Flor pistilada de *C. urucurana*. (T) Flor estaminada de *A. praetervis*a. (U) Nectário da flor estaminada de *C. piptocalyx*. cr = cristais epicuticulares, duas pontas de seta = idioblastos cristalíferos, fs = estrutura filamentosa, g = gineceu, n = nectário, pontas de seta = células com conteúdo fenólico, setas = células ricas em amiloplastos, sm = estômato, tr = tricoma. Barras = 500 µm em A, D, L; 250 µm em J; 100 µm em F–G, N; 50 µm em B–C, H–I, Q; 25 µm em E, M, P, R, S; 10 µm em K, T; 5 µm em O.

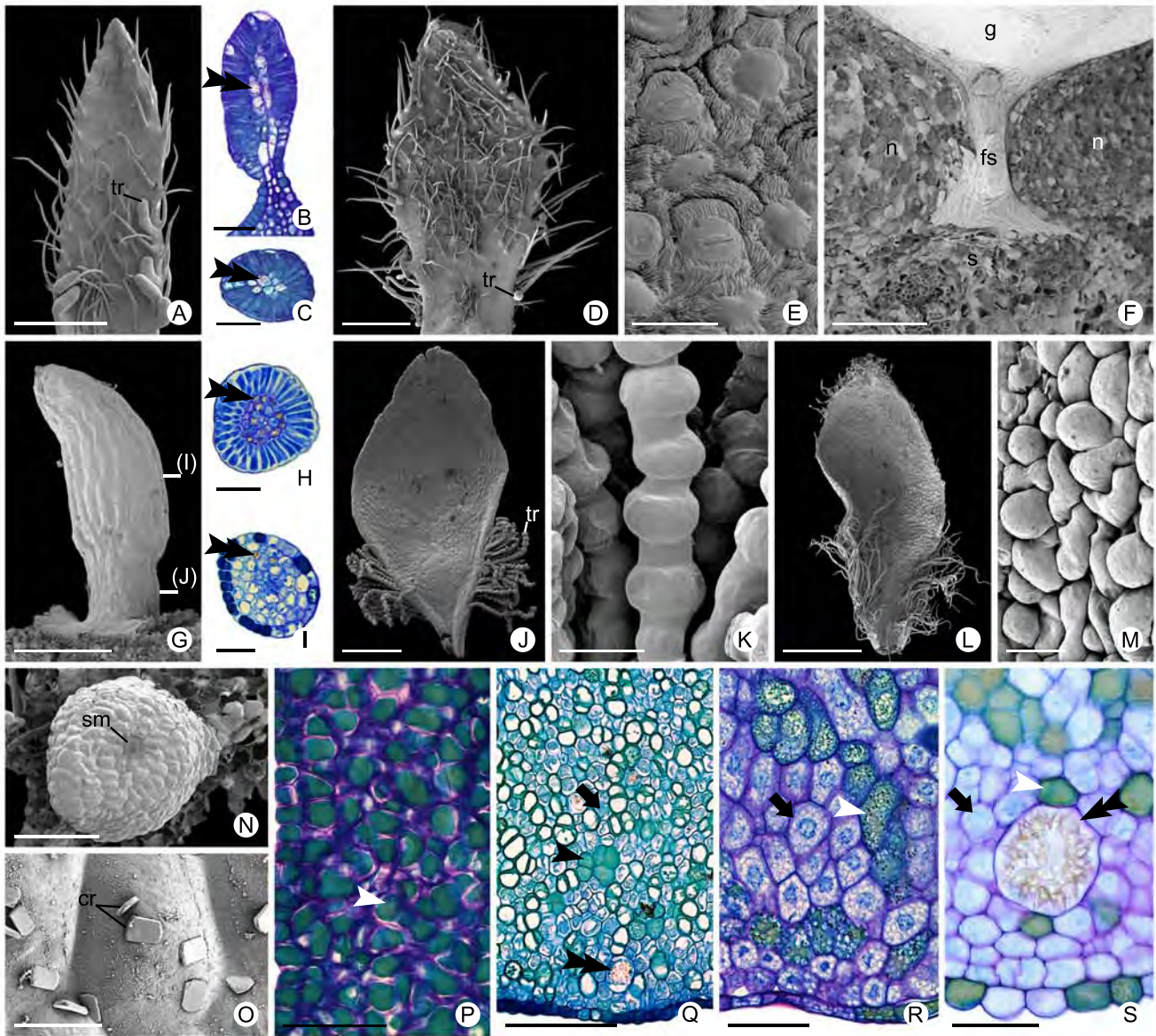
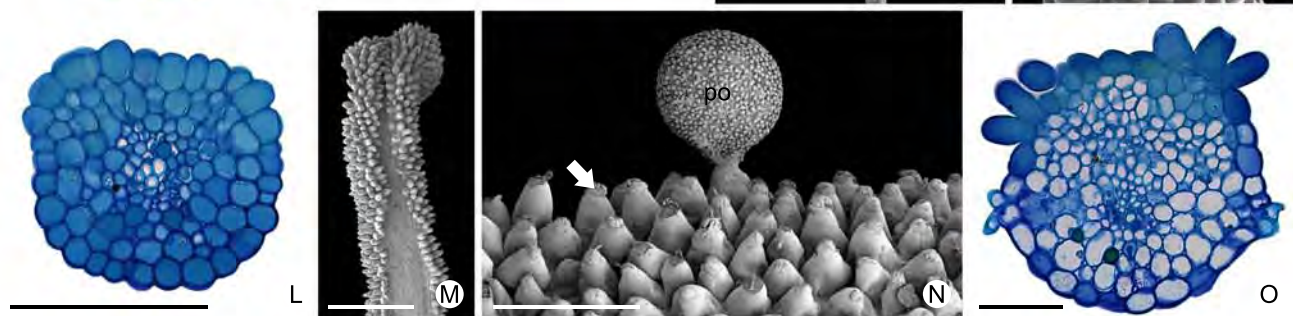
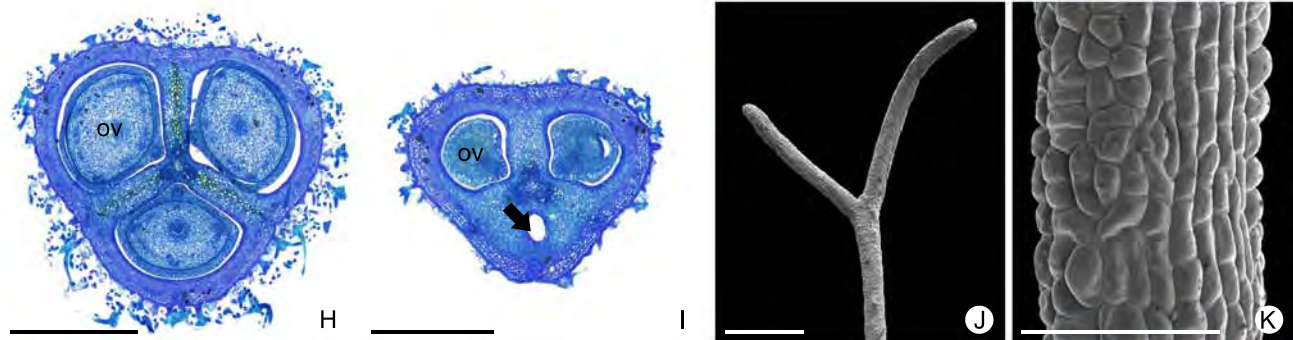
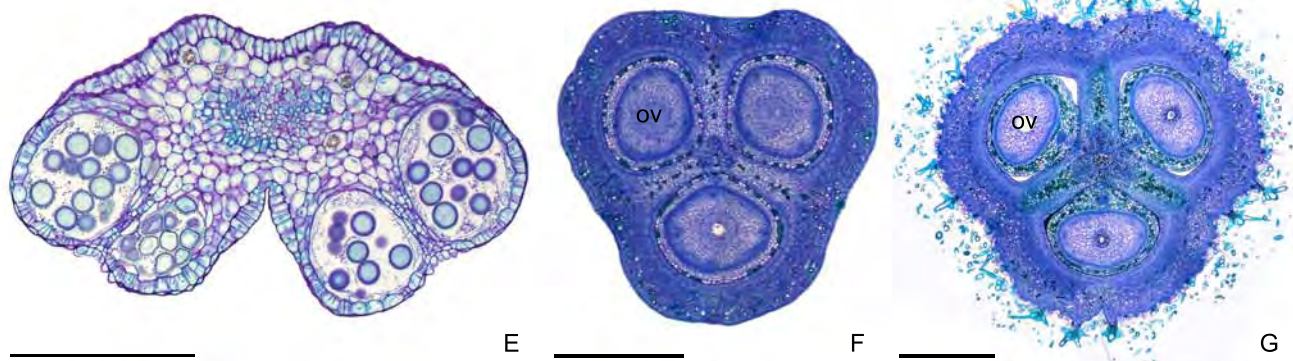
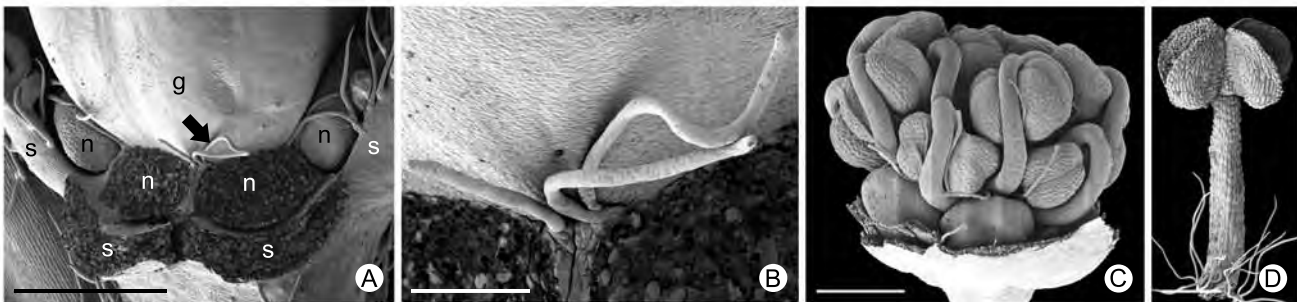


Figura 7. Aspectos da flor desenvolvida de *Croton* (D–E, G–I, M–O) e *Astraea* (A–C, F, J–L). *A. lobata* (A–C, F, J–L); *C. glandulosus* (D); *C. piptocalyx* (E); *C. urucurana* (G); *C. triqueter* (H–I); *C. lundianus* (M–O). (A) Flor pistilada de *A. lobata*, com duas sépalas e nectários removidos; notar estruturas filamentosas (seta) alternas aos nectários e opostas a outras estruturas filamentosas. (B) Detalhe da anterior. (C–D) *A. lobata*, aspecto da flor estaminada jovem (C) e detalhe de um estame (D); notar filamentos na base do estame. (E) Flor estaminada de *C. piptocalyx*: corte transversal da antera. (F–O) Flor pistilada. (F) *Astraea lobata*: corte transversal do ovário. (G) *Croton urucurana*: corte transversal do ovário. (H–I) *C. triqueter*: cortes transversais do ovário na região mediana (H) e apical (I). (J–L) Estigma de *Astraea lobata*, mostrando o aspecto geral (J) e a porção receptiva em vista frontal (K) e em corte transversal (L). (M–O) Estigma de *Croton lundianus*, mostrando o aspecto geral (M) e a porção receptiva secretora (seta) em vista superficial (N) e em corte transversal (O). g = gineceu, n = nectário, ov = óvulo, po = grão de pólen, s = sépala. Barras = 500 µm em A, C, J; 400 µm em G; 250 µm em D, M; 200 µm em B, E–F, H–I; 100µm em K–L, 50 µm em N; 25 µm em O.



CAPÍTULO II

MORFOLOGIA E DESENVOLVIMENTO DA ANTERA E DO ÓVULO DE *CROTON*

L. E *ASTRAEA* KLOTZSCH (EUPHORBIACEAE)

RESUMO

O estudo do desenvolvimento da antera e óvulo de duas espécies de *Astraea* (*A. lobata* e *A. praetervisa*) e de sete de *Croton* (*C. floribundus*, *C. fuscescens*, *C. glandulosus*, *C. lundianus*, *C. piptocalyx*, *C. urucurana* e *C. triqueter*) mostrou a ocorrência de cristais estilóides no tapete e de idioblastos portadores de drusa no endotécio; mostrou também, a presença de óvulos com os dois tegumentos de origem epidérmica e de megásporo funcional em posição micropilar. Esses aspectos, descritos pela primeira vez para a família, precisam ser melhor investigados a fim de se determinar sua ocorrência e distribuição, dentro do grupo, e avaliar melhor seu potencial taxonômico.

palavras chave: Crotonae; crotonóides inaperturados; cristais no tapete; embriologia; megasporogênese; megagametogênese; microsporogênese; microgametogênese.

INTRODUÇÃO

A família Euphorbiaceae Juss., com aproximadamente 250 gêneros e 6.000 espécies, distribui-se por todo o mundo (RADCLIFFE-SMITH, 2001; GOVAERTIS et al., 2000) e agrupa quatro subfamílias: Cheilosoideae, Acalyphoideae, Crotonoideae e Euphorbioideae (APG, 1998, WURDACK et al., 2005; TOKUOKA E TOBE, 2006; TOKUOKA, 2007; DAVIS et al., 2007; WURDACK E DAVIS, 2009). A subfamília Crotonoideae Burmeist., formada por 12 tribos e 74 gêneros (WEBSTER, 1994; RADCLIFFE-SMITH, 2001), representa um grupo polifilético (WURDACK et al., 2005; TOKUOKA E TOBE, 2006; TOKUOKA, 2007), que compreende quatro grupos: Adenoclineae *s.l.*, Gelonieae, crotonóides articulados e crotonóides inaperturados (WURDACK et al., 2005).

Croton L., incluído no grupo dos crotonóides inaperturados (WURDACK et al., 2005), possui cerca de 1.200 espécies de ambientes tropicais e subtropicais (WEBSTER, 1993; GOVAERTS et al., 2000), reconhecidas pela presença de tricomas estrelados ou aciculares, inflorescências monóclinas longas ou condensadas, látex incolor ou colorido, glândulas peciolares e folhas senescentes alaranjadas (BERRY et al., 2005). O gênero se tornou monofilético com a exclusão de sua seção *Astraea* (Klotzsch) Baill., elevada à categoria de gênero, e com a inclusão de *Crotonopsis* Michx., *Cubacroton* Alain, *Eremocarpus* Benth., *Julocroton* Mart. e *Moacroton* Croizat, anteriormente na tribo Crotoneae (BERRY et al., 2005; VAN EE et al., 2008; RIINA et al., 2009). *Astraea* é um gênero monofilético, exclusivamente americano, com apenas 10 espécies e que representa um grupo irmão de *Croton* com quem compartilha inúmeras características morfológicas (BERRY et al., 2005; CARUZO E CORDEIRO, 2007). Suas plantas possuem folhas profundamente lobadas, receptáculo floral glabro, flores estaminadas com peças do perianto imbricado, pétalas pilosas na base e estiletes estreitos, avermelhados e ramificados. As sementes são quadrangulares, rugosas e carunculadas (MILLER E WEBSTER, 1966; BERRY et al., 2005; CARUZO E CORDEIRO, 2007).

Determinados aspectos anatômicos e do desenvolvimento floral têm se mostrado importantes na sistemática de Euphorbiaceae servindo, inclusive, como base para a exclusão de Pandaceae (GOLDBERG, 1986) e Putranjivaceae (TOKUOKA E TOBE, 1998). Pandaceae difere de Euphorbiaceae por possuir antera bilocular (predominantemente tetralocular em Euphorbiaceae), óvulos ortótropos sem obturador (anátropos ou hemianátropos e com obturadores placentários em Euphorbiaceae), e fruto do tipo drupa (cápsula em Euphorbiaceae). Já em Putranjivaceae, os óvulos apresentam arquespório bi-tricelular (predominantemente unicelular em Euphorbiaceae) com nucelo que se desintegra precocemente e formado apenas por duas camadas de células (muitas camadas em

Euphorbiaceae); os tegumentos são plurisseriados com apenas o externo vascularizado (variável em Euphorbiaceae) e o endotélio é persistente (ausente em Euphorbiaceae). A segregação desses dois clados foi posteriormente confirmada por estudos moleculares (APG, 1998; WURDACK et al., 2005), que reconhecem para Euphorbiaceae apenas os representantes uniovulados. Os biovulados, anteriormente incluídos na família, foram separados em duas famílias distintas: Phyllanthaceae e Picrodendraceae (APG, 1998; WURDACK et al., 2005).

Alguns aspectos embriológicos podem, também, representar sinapomorfias para determinadas Euphorbiaceae s.s.: somente em Crotonoideae, o tegumento interno dos óvulos é vascularizado (WURDACK et al., 2005) e, apenas o grupo monofilético dos crotonóides inaperturados, possui grãos de pólen sem aberturas.

Estudos com o gênero *Croton* mostram o desenvolvimento do óvulo e da semente (MANI, 1960; VENKATESWARLU E RAO, 1963; SINGH E CHOPRA, 1970; PAL, 1974; TOKUOKA E TOBE, 1998) e outros descrevem a morfologia do grão de pólen maduro (NOWICKE, 1994). Entretanto, o gênero *Astraea* permanece desconhecido sob esse ponto de vista. Dessa forma, no presente trabalho são descritos o desenvolvimento da antera e do óvulo, de *Croton* e *Astraea*, com o objetivo de complementar os conhecimentos sobre a embriologia desses representantes e apontar características com possível potencial taxonômico para família.

MATERIAL E MÉTODOS

Ramos férteis de *Astraea* e *Croton* foram coletados no seu ambiente natural. Parte do material foi herborizado e incluído no Herbário Rioclarense (HRCB) e na Coleção de Fanerógamas do Herbário do Estado "Maria Eneyda P. Kaufmann Fidalgo" (SP), com

seguintes especificações: *Astraea lobata* (L.) Klotzsch, De-Paula 10 (HRCB)–Botucatu, São Paulo; *A. praetervisa* (Müll. Arg.) P.E. Berry, Cordeiro 3016 (SP)–Salvador, Bahia; *Croton floribundus* Spreng., De-Paula 25 (HRCB)–Botucatu, São Paulo; *C. fuscescens* Spreng., De-Paula 29 (HRCB)–São Paulo, São Paulo; *C. glandulosus* Müll. Arg., De-Paula 31 (HRCB)–Botucatu, São Paulo; *C. lundianus* (Didr.) Müll. Arg., De-Paula 26 (HRCB)–Jundiaí, São Paulo; *C. piptocalyx* Müll. Arg., De-Paula 28 (HRCB)–Campinas, São Paulo; *C. urucurana* Baill., De-Paula 30 (HRCB)–Botucatu, São Paulo; *C. triqueter* Lam., 3016 (SP)–Feira de Santana, Bahia.

A outra parte do material foi fixada em FAA 50 (JOHANSEN, 1940), e estocada em etanol 50% para o estudo estrutural.

Flores, em diversas fases de desenvolvimento, foram desidratadas em série etílica e incluídas em metacrilato Leica (Heidelberg, Germany), conforme indicação do fabricante. O material foi seccionado em micrótomo rotativo com 2–8 μm e os cortes foram corados com azul de toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'BRIEN et al., 1964) e montados com Entellan (Merck, Darmstadt, Germany). Os aspectos mais relevantes foram registrados usando um microscópio Leica DMLB acoplado a uma câmera DFC 290 (Wetzlar, Germany).

Flores inteiras em antese foram cuidadosamente dissecadas e desidratadas em série alcoólica e no dissecador de ponto crítico, marca Autosamdri-815B CPD (Tousimis Research, Rockville, Maryland, USA), usando CO_2 como meio de transição. Em seguida as amostras foram montadas em suportes de alumínio, recobertas com platina, usando um “sputter coater” Emitech (Hailsham, UK) K550, e observadas num microscópio de varredura marca Hitachi (Tokyo, Japan) de campo de emissão fria SEM S-4700-II a 1 kV.

As ilustrações foram organizadas usando o programa Adobe Photoshop (Redwood City, California, USA) e em alguns casos o fundo das fotos foi removido.

RESULTADOS

Em estágios iniciais de crescimento, a antera de *Croton* e *Astraea* é quadrilobada e formada por tecido meristemático. A camada externa desse tecido se diferencia em epiderme (FIGURAS 1A–I) e a subepidérmica divide-se periclinalmente originando duas camadas: a externa se divide novamente e forma o endotécio (externamente) e a camada média (internamente) e a interna se transforma diretamente no tapete (FIGURAS 1B–C).

A camada média é formada por células pouco desenvolvidas que se desintegram antes da diferenciação dos grãos de pólen (FIGURAS 1D–I). O tapete, de aspeto secretor, possui células ocasionalmente multinucleadas e portadoras de citoplasma denso e cristais estilóides (FIGURAS 1D–F). A antera é tetraesporangiada (FIGURAS 1H, 2A–B) e recoberta por epiderme de células papilosas e com conteúdo fenólico (FIGURAS 1H–I). As células do endotécio apresentam espessamento parietal anelado e, ocasionalmente, aparecem nesse tecido, idioblastos portadores de drusas e sem espessamento de parede (FIGURA 1I). O tapete degenera durante o desenvolvimento dos grãos de pólen. A deiscência das anteras se dá por uma abertura longitudinal na região do estômio (FIGURAS 1H, 2A–B).

No interior de cada lóculo da antera, o tecido esporógeno origina os microsporócitos, distintos pelo tamanho e pelo denso conteúdo celular (FIGURAS 1B–C). Esses microsporócitos sofrem meiose simultânea formando tétrades tetraédricas de micrósporos (FIGURAS 1D–F), que se desenvolvem em grãos de pólen. Os grãos de pólen são esferoidais, não possuem abertura (FIGURAS 2C–D, E) e apresentam citoplasma denso; ocasionalmente podem possuir pouco citoplasma com grânulos (FIGURAS 1G–J). Quando maduros, os grãos de pólen são dispersos com três células sendo os gametas fusiformes (FIGURA 1G). A parede do grão de pólen possui intina e exina evidentes (FIGURAS 1H–J). A exina possui tectum

com pequenos grânulos na superfície (Figuras 1J, 2E) e os elementos suprategmiais tem a forma de triângulos arredondados com ranhuras longitudinais (Figura 2E).

O gineceu é tricarpelar e trilocular e cada lóculo possui apenas um único óvulo (FIGURAS 3A–B). O primórdio do óvulo surge a partir de divisões das células da placenta que formam o nucelo; logo no início do seu desenvolvimento o óvulo inicia uma curvatura em direção ao ápice do lóculo (FIGURAS 3B–C). Os dois tegumentos desenvolvem-se a partir de células epidérmicas, sendo que o tegumento externo diferencia antes do interno (FIGURAS 3B–E). Quando os dois tegumentos já se encontram em diferenciação, células da placenta alongam-se radialmente formando um obturador próximo ao nucelo (FIGURAS 3B–E).

O nucelo é alongado e projeta-se através da micrópila, formada apenas pelo tegumento externo, já que o tegumento interno é mais curto (FIGURAS 3F, K). No interior do óvulo, observam-se duas ou mais células arquesporais, embora apenas uma delas se diferencie no megasporócito (FIGURAS 3D–E); o megasporócito, após meiose, dá origem a quatro megásporos dispostos linearmente (FIGURAS 3E–G). Três deles degeneram, restando apenas o megásporo micropilar (FIGURA 3G) que sofre mitoses formando um megagametófito com sete células: três sinérgides na região calazal, duas antípodas e uma oosfera na região micropilar (Figura 3I) e uma célula binucleada na região central (FIGURA 3J).

Os óvulos, anátropos e bitegmentados (FIGURAS 3L–M), apresentam vascularização, nos dois tegumentos (FIGURAS 3L–N), resultante dos feixes ventrais de carpelo que se unem e percorrem o curto funículo (FIGURA 3L) e a rafe (FIGURA 3M) até a região da calaza (FIGURA 3N). Nessa região, o feixe rafeal se ramifica e vasculariza o tegumento interno (FIGURAS 3M–N). Os óvulos, alongados, apresentam projeções laterais na porção basal (FIGURAS 4A–B) e rafe evidente e elevada (FIGURA 4B). A projeção

nucelar externa ao óvulo apresenta-se dobrada (FIGURA 4C) e no obturador observam-se inúmeros tricomas (FIGURAS 4A–D).

DISCUSSÃO

As paredes das anteras de *Croton* e *Astraea* apresentam quatro camadas: epiderme, endotécio, uma camada média e o tapete secretor. Esse tipo de parede corresponde ao descrito para a subfamília Crotonoideae, ocorrendo também na maioria das Acalyphoideae e Euphorbioideae (JOHRI et al., 1992), embora com algumas exceções: por exemplo, em espécies do gênero *Chrozophora* (Acalyphoideae), as células do endotécio podem ou não apresentar espessamentos (KAPIL, 1956; SHARMA, 1956) e, em *Acalypha indica*, o tapete é amebóide (JOHRI E KAPIL, 1953).

Na antera da maioria das Euphorbiaceae, o tapete é formado por células binucleadas (JOHRI et al., 1992), embora em *Sebastiania chamaelea* (Euphorbioideae) elas sejam multinucleadas (NAIR E MAITREYI, 1962), como também observado para *Croton* e *Astraea*. Cristais estilóides, como os encontrados no tapete de *Croton* e *Astraea*, não são descritos para Euphorbiaceae, embora estejam presentes em outras eudicotiledôneas, como Phylodraceae (HAMANN, 1966; PRYCHID et al., 2003), Labiatae, Fabaceae (BUSS JR. E LERSTEN, 1972) e Asteraceae (MERIC E DANE, 2004; GOTELLI et al., 2008) e em poucas monocotiledôneas, como Haemodoraceae (SIMPSON, 1988; PRYCHID et al., 2003), Commelinaceae (HARDY E STEVENSON, 2000; PRYCHID et al., 2003).

Grãos de pólen inaperturados, como os de *Croton* e *Astraea*, aparecem em diversas angiospermas (FURNESS E RUDALL, 1999; FURNESS, 2007) sendo que, em monocotiledôneas, esse caráter é associado ao ambiente aquático ou úmido (FURNESS E RUDALL, 1999). Nas eudicotiledôneas, grãos de pólen inaperturados não parecem se

relacionar a um tipo específico de dispersão, mas sim a mecanismos diversos como: anemofilia, dioícia funcional, hábito aquático, parasitismo, insectivoria e presença de polínias (FURNESS, 2007). O tipo de polinização de *Croton* ainda não se encontra bem estudado, ocorrendo anemofilia em *C. suberosus* (DOMINGUEZ E BULLOCK, 1989) e entomofilia em *C. sarcopetalus* (FREITAS et al., 2001).

Os óvulos, de *Croton* e *Astraea* são anátropos, bitegmentados e crassinucelados, como descrito para a maioria das Euphorbiaceae, embora óvulos anátropos e ortótropos também sejam reportados para a família (JOHRI et al., 1992). Os dois tegumentos de são de origem epidérmica, embora em Euphorbiaceae, predominem óvulos com tegumento externo de origem epidérmica e subepidérmica e tegumento interno de origem epidérmica (BOR E BOUMAN, 1974; BOR E KAPIL, 1975; BOR E KAPIL, 1976), como na maioria das angiospermas (JOHRI et al., 1992). Óvulos com tegumentos de origem epidérmica exclusiva não tinham sido, ainda, descritos para Euphorbiaceae embora também apareçam em algumas Caryophyllales e Brassicales (JOHRI et al., 1992). Nos gêneros aqui estudados, a micrópila é formada apenas pelo tegumento externo, como em outras Euphorbiaceae (JOHRI et al., 1992). No óvulo maduro, o nucelo é alongado e ultrapassa os limites da micrópila atingindo a porção apical do lóculo. O nucelo projetado é comum em Euphorbiaceae mas está presente em Polygonaceae, Lythraceae (JOHRI et al. 1992), Picrodendraceae (SUTTER et al., 2006) e Malpighiaceae (RAO, 1940; 1941; STENAR, 1937; SINGH, 1961a, b; SOUTO E OLIVEIRA, 2005, 2008).

No nucelo, desenvolvem-se vários arquespórios embora somente um origine o megasporócito que, após sofrer meiose, origina quatro megáporos dispostos em forma linear. Em Euphorbiaceae aparecem arquespórios múltiplos e únicos e os megáporos se dispõem em T ou em forma linear (JOHRI et al., 1992). Em *Croton* e *Astraea*, o megásporo funcional é o micropilar, ao contrário do descrito para as Euphorbiaceae, com megásporo calazal funcional

(JOHRI et al., 1992). O megagametófito é do tipo Polygonum, como na maioria das Euphorbiaceae (JOHRI et al., 1992). Entretanto, há variações registradas para a família: na Crotonoideae *Codiaeum variegatum*, o megagametófito é descrito como monospórico, tetracelular, com duas sinérgides, uma oosfera e uma célula média binucleada (GALIMBERTI, 1963), na Acalyphoideae *Mallotus japonicus* ele é do tipo Drusa (VENTURA, 1933) e em *Acalypha* aparecem os tipos Penaea (TATEISHI, 1927; SWAMY E BALAKRISCHNAN, 1946; MUKHERJEE, 1958) e Penaea modificado (MAHESHWARI E JOHRI, 1940, 1941; JOHRI E KAPIL, 1953; BANERJI, 1949; THATHACHAR, 1952). Já em *Euphorbia* (Euphorbioideae) ocorrem megagametófitos do tipo Allium (D'AMATO, 1939; D'AMATO, 1946; VENTURA, 1933), Penaea (MODILEWSKI, 1909, 1910, 1911), Fritillaria (KAPIL, 1961), Adoxa (CESCA, 1969) e Chysanthemum com dezesseis e doze células (CESCA, 1969).

Como em outras Crotonoideae, os óvulos de *Croton* e *Astraea*, são irrigados pelos feixes ventrais de carpelo, que se unem e percorrem a região rafeal da semente, ramificando-se na região calazal para irrigar também o tegumento interno. A ocorrência de vascularização, no tegumento interno do óvulo confirma a idéia de que esse caráter constitui uma sinapomorfia para a subfamília Crotonoideae (TOKUOKA E TOBE, 1998; WURDACK et al., 2005; TOKUOKA, 2007). O obturador é de origem epidérmica e formado por tricomas desenvolvidos, como em outras Euphorbiaceae (JOHRI et al., 1992).

Determinados aspectos, aqui registrados, estão sendo descritos pela primeira vez para a família. São eles: ocorrência de cristais estilóides, no tapete, e de idioblastos portadores de drusa, no endotécio; óvulos com os dois tegumentos de origem epidérmica e megásporo funcional micropilar. Tais aspectos precisam ser melhor investigados, dentro de Euphorbiaceae, a fim de se determinar sua ocorrência e distribuição e avaliar melhor seu potencial taxonômico.

REFERÊNCIAS

- APG. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 85, p. 531–553, 1998.
- BANERJI, I. A contribution to the life history of *Acalypha fallax* Muell. *Bulletin of the Botanical Society of Bengal*, v. 3, p. 29–32, 1949.
- BERRY, P. E. et al. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotonae (Euphorbiaceae *sensu stricto*) using ITS and trnL-trnF DNA sequence data. *American Journal of Botany*, v. 92, p. 1520–1534, 2005.
- BOR, J.; BOUMAN, F. Development of ovule and integuments in *Euphorbia milii* and *Codiaeum variegatum*. *Phytomorphology*, v. 24, p. 280–2965, 1974.
- BOR, J.; KAPIL, R. N. *Euphorbia geniculata*: Ovule to seed. *Acta Botanica Neerlandica*, v. 24, p. 257–258, 1975.
- _____. Anatrophy and ontogeny of the bitegmic ovule in *Chrozophora* A.H.L. Jussieu (Euphorbiaceae). *Acta Botanica Neerlandica*, v. 25, p. 385–400, 1976.
- BUSS JR., P. A.; LERSTEN, N. R. Crystals in tapetal cells of the Leguminosae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 65, p. 81–85, 1972.
- CARUZO, M. B. R.; CORDEIRO, I. Sinopse da tribo *Crotoneae* Dumort. (Euphorbiaceae *s.s.*) no Estado de São Paulo, Brasil. *Hoehnea*, v. 34, p. 571–585, 2007.
- CESCA, G. Cytological an embryological studies in the genus *Euphorbia*: *Euphorbia epithymoides* L. *Proceedings of the Indian National Science Academy B*, v. 35, p. 139–152, 1969.

- D'AMATO, F. Ricerche embriologiche e caryologiche sul genere *Euphorbia*. *Nuovo giornale botanico italiano*, v. 46, p. 470–509, 1939.
- _____. Nuove ricerche embriologiche e caryologiche sul genere *Euphorbia*. *Nuovo giornale botanico italiano*, v. 53, p. 405–436, 1946.
- DAVIS, C. C. et al. Floral gigantism in Rafflesiaceae. *Science*, v. 315, p. 1812, 2007.
- DOMÍNGUEZ, C. A.; BULLOCK, S. H. La reproducción de *Croton suberosus* (Euphorbiaceae) en luz y sombra. *Revista de Biología Tropical*, v. 37, p. 1–10, 1989.
- FREITAS, L. et al. Nectaries and reproductive biology of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 136, p. 267–277, 2001.
- FURNESS, C. A. Why does some pollen lack apertures? A review of inaperturate pollen in eudicots. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 155, p. 29–48, 2007.
- FURNESS, C. A.; RUDALL, P. J. The tapetum and systematics in monocotyledons. *The Botanical Review*, v. 64, p. 201–239, 1999.
- GALIMBERTI, Z. Embriologia di *Codiaeum variegatum* (L.) Blume var. *pictum* (Lodd.) Müll. *Nuovo giornale botanico italiano*, v. 70, p. 21–32, 1963.
- GOLDBERG, A. *Classification, Evolution and Phylogeny of the Families of Dicotyledons*. Washington: Smithsonian Institution Press, 1986. 314p.
- GOTELLI, M. M. et al. Embryology of *Helianthus annuus* (Asteraceae). *Annales Botanici Fennici*, v. 45, p. 81–96, 2008.
- GOVAERTS, R. et al. *World checklist of Euphorbiaceae (and Pandaceae)*. Kew: Royal Botanic Gardens, 2000. 1661p.

- HAMANN, U. Embriologische, morphologisch-anatomische und systematische Untersuchungen an Philydraceen. *Willdenowia, Beiheft*, v. 4, p. 1–178, 1966.
- HARDY, C. R.; STEVENSON, D. W. Development of the gametophytes, flower and floral vasculature in *Cochliostema odoratissimum* (Commelinaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 134, p. 131–157, 2000.
- JOHANSEN, D. A. *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book, 1940. 523p.
- JOHRI, B. M. et al. *Comparative embryology of angiosperms*. Berlin: Springer-Verlag, 1992. 1221p.
- JOHRI, B. M.; KAPIL, R. N. Contribution to the morphology and life history of *Acalypha indica* L. *Phytomorphology*, v. 3, p. 137–151, 1953.
- KAPIL, R. N. A further contribution to the morphology and life story of *Crozophora* Neck. *Phytomorphology*, v. 6, p. 278–288, 1956.
- _____. Some embryological aspects of *Euphorbia dulcis* L. *Phytomorphology*, v. 10, p. 24–36, 1961.
- MAHESHWARI, P.; JOHRI, B. M. A note on the embryo sac of *Acalypha indica* L. *Current science*, v. 9, p. 322–323, 1940.
- _____. The embryo sac of *Acalypha indica* L. *Beihefte zum Botanischen Centralblatt*, v. 61A, p. 125–136, 1941.
- MANI, A. P. Development of ovule and embryo sac in *Croton bonplandianum* Baill. *Science and culture*, v. 25, p. 439–440, 1960.
- MERIC, C.; DANE, F. Calcium oxalate crystals in floral organs of *Helianthus annuus* L. and *H. tuberosus* L. (Asteraceae). *Acta Biologica Szegediensis*, v. 48, p. 19–23, 2004.

- MILLER, K. I.; WEBSTER, G. L. Chromosome numbers in the Euphorbiaceae. *Brittonia*, v. 18, p. 372–379, 1966.
- MODILEWSKI, J. Zur embryobildung von *Euphorbia procera*. *Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, v. 27, p. 21–26, 1909.
- _____. Weitere beiträge zur Embryobildung eininger euphorbiaceen. *Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, v. 28, p. 413–418, 1910.
- _____. Über die anormale embryosackbildung bei *Euphorbia palustris* L. *Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, v. 29, p. 430–436, 1911.
- MUKHERJEE, P. K. The female gametophyte of *Acalypha malabarica* Muell., with a brief discussion of the Penaea type of embryo sac. *Journal of the Indian Botanical Society*, v. 37, p. 504–508, 1958.
- NAIR, N. C.; MAITREYI, N. Morphology and embryology of *Sebastiania chamaelea* Muell. *Botanical Gazette*, v. 124, p. 58–68, 1962.
- NOWICKE, J. W. A palynological study of Crotonoideae (Euphorbiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 81, p. 245–269, 1994.
- O'BRIEN, T. P. et al. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma*, v. 59, p. 368–373, 1964.
- PAL, A. Structure and development of seed in *Croton oblongifolius*. *Acta Botanica Indica*, v. 2, p. 147–150, 1974.
- PRYCHID, C. J. et al. Systematic significance of cell inclusions in Haemodoraceae and allied families: silica bodies and tapetal raphides. *Annals of Botany*, v. 92, p. 571–580, 2003.

- RADCLIFFE-SMITH, A. *Genera Euphorbiacearum*. Kew: Royal Botanic Gardens, 2001. 455p.
- RAO, A. M. S. Studies in the Malpighiaceae. I. Embryo-sac development and embryogeny in the genera *Hiptage*, *Banisteria* and *Stigmatophyllum*. *Journal of the Indian Botanical Society*, v. 18, p. 145–156, 1940.
- _____. Studies in the Malpighiaceae. 2. Structure and development of the ovules and embryo-sacs of *Malpighia coccifera* Linn. and *Tristellateia australis* Linn. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India. Section B*, v. 7, p. 393–404, 1941.
- RIINA, R. et al. Molecular phylogenetics of the Dragon's Blood *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae): A polyphyletic assemblage unraveled. *Systematic Botany*, v. 42, p. 360–374, 2009.
- SHARMA, G. Studies in the family Euphorbiaceae¹. The gametophytes of *Chrozophora rottleri* A. Juss. *Journal of the Indian Botanical Society*, v. 35, p. 189–193, 1956.
- SIMPSON, M. G. Embryological development of *Lacnathes caroliniana* (Haemodoraceae). *American Journal of Botany*, v. 75, p. 1394–1408, 1988.
- SINGH, B. Studies in the family Malpighiaceae 2. Morphology of *Malpighia glabra* Linn. . *Horticultural Advance*, v. 5, p. 83–95, 1961a.
- _____. Studies in the family Malpighiaceae 3. Development and structure of the seed and fruit of *Malpighia glabra*. *Horticultural Advance*, v. 5, p. 145–155, 1961b.
- SINGH, R. P.; CHOPRA, S. Structure and development of seeds in *Croton bonplandianum* Baill. *Phytomorphology*, v. 20, p. 83–87, 1970.

- SOUTO, L. S.; OLIVEIRA, D. M. T. Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, v. 28, p. 697–712, 2005.
- _____. Morfoanatomia e ontogênese das sementes de espécies de *Banisteriopsis* C.B. Robinson e *Diplopterys* A. Juss. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, v. 22, p. 733–740, 2008.
- STENAR, H. Zur Embryosackentwicklung einiger Malpighiazeen. *Botaniska Notiser*, v. 1937, p. 110–118, 1937.
- SUTTER, D. M. et al. Female flowers and systematic position of Picrodendraceae (Euphorbiaceae s.l., Malpighiales). *Plant Systematics and Evolution*, v. 261, p. 187–215, 2006.
- SWAMY, B. G. L.; BALAKRISHNAN, B. P. Female gametophyte of *Acalypha tricolor*. *Journal of the Indian Botanical Society*, v. 25, p. 67–69, 1946.
- TATEISHI, S. On the development of the embryo sac and fertilization of *Acalypha australis*. *Botanical Magazine Tokyo*, v. 41, p. 477–485, 1927.
- THATHACHAR, T. Morphological studies in the Euphorbiaceae 1. *Acalypha lanceolata* Willd. *Phytomorphology*, v. 2, p. 197–201, 1952.
- TOKUOKA, T. Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae sensu stricto based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution. *Journal of Plant Research*, v. 120, p. 511–522, 2007.

- TOKUOKA, T.; TOBE, H. Ovules and seeds in Crotonoideae (Euphorbiaceae): structure and systematic implications. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, v. 120, p. 165–186, 1998.
- _____. Phylogenetic analyses of Malpighiales using plastid and nuclear DNA sequences, with particular reference to the embryology of Euphorbiaceae sens. str. *Journal of Plant Research*, v. 119, p. 599–616, 2006.
- VAN EE, B. W. et al. Molecular phylogenetics and biogeography of the Caribbean-Centered *Croton* subgenus *Moacroton* (Euphorbiaceae s.s.). *The Botanical Review*, v. 74, p. 132–165, 2008.
- VENKATESWARLU, J.; RAO, P. N. Endosperm in Euphorbiaceae and occurrence of endosperm haustoria in two species of *Croton* Linn. *Current Science*, v. 11, p. 514–516, 1963.
- VENTURA, M. Sviluppo del gametofito femminile di *Euphorbia mauritania*. *Annales Botanici Fennici*, v. 20, p. 267–273, 1933.
- WEBSTER, G. L. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon*, v. 42, p. 793–823, 1993.
- _____. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 81, p. 33–144, 1994.
- WURDACK, K. J.; DAVIS, C. C. Malpighiales phylogenetics: Gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm. *American Journal of Botany*, v. 96, p. 1551–1570, 2009.

WURDACK, K. J. et al. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid *rbcL* and *trnL-trnF* sequences. *American Journal of Botany*, v. 92, p. 1397–1420, 2005.

FIGURAS

Figura 1. Cortes transversais de flores mostrando o desenvolvimento da antera e do grão de pólen em *Croton* e *Astraea* (ML). *Croton urucurana* (A–C), *Astraea praetervisa* (D–E), *Astraea lobata* (F), *Croton piptocalix* (G), *Croton triqueter* (H), *Croton floribundus* (I–J). A. Primórdio de antera com início de formação dos arquespório, notar as divisões (ponta de seta). B. Antera jovem mostrando a formação de camadas parietais e de microsporócitos. C. Detalhe da figura anterior. D. Microsporângio com microspócitos sofrendo meiose (ponta de seta). E. Microsporângio em fase semelhante a da figura anterior, mostrando células do tapete multinucleadas e com cristais estilóides no citoplasma. F. Teca com um microsporângio funcional e um abortado. G. Microsporângio com grãos de pólen em formação, notar os grãos de pólen vacuolados (asterisco). H. Antera em estágio de pré-antese. I. Detalhe da figura anterior. J. Grão de pólen. cy = citoplasma, en = endotécio, ep = epiderme, es = estômio, ex = exina, gc = gametas, in = intina, ml = camada média, mi = células mãe dos micrósporos, nu = núcleo, p = grão de pólen, sa = esporângio, ta = tapete, te = tétrade de micrósporos, vc = célula vegetativa. Barras = 200 μm em H; 50 μm em A–B; 25 μm em C–G, I; 10 μm em J.

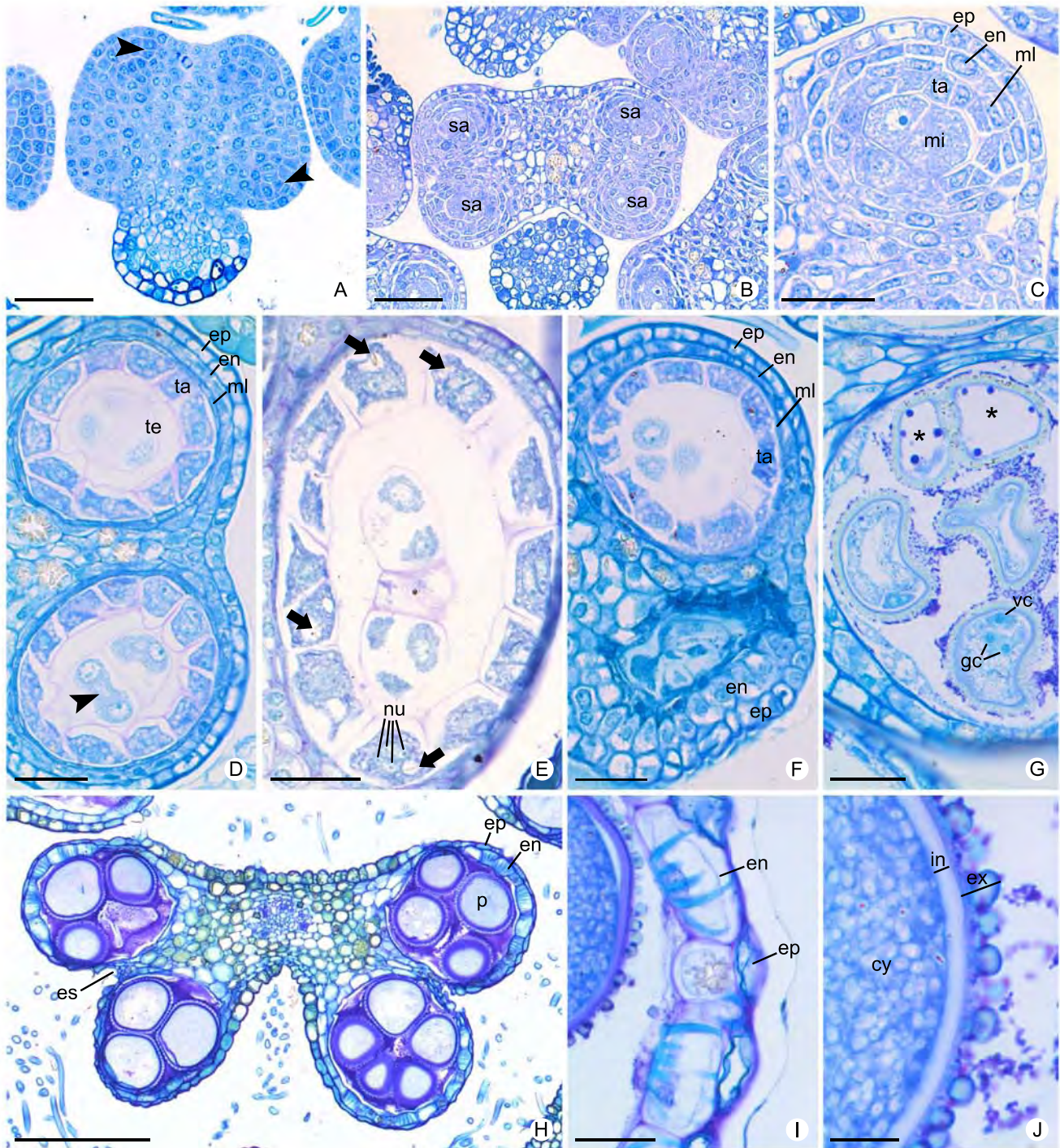


Figura 2. Antera e grãos de pólen de *Croton* (MEV). *Croton fuscescens* (A), *Croton triqueter* (B), *Croton urucurana* (C–F). A. Antera pronta. B. Antera aberta. C–F. Grãos de pólen. C–D, F. Aspecto geral. E. Detalhe da superfície. es = estômio; p = pólen. Barras = 500 μm em A–B; 50 μm em C–D; 20 μm em F; 5 μm em E.

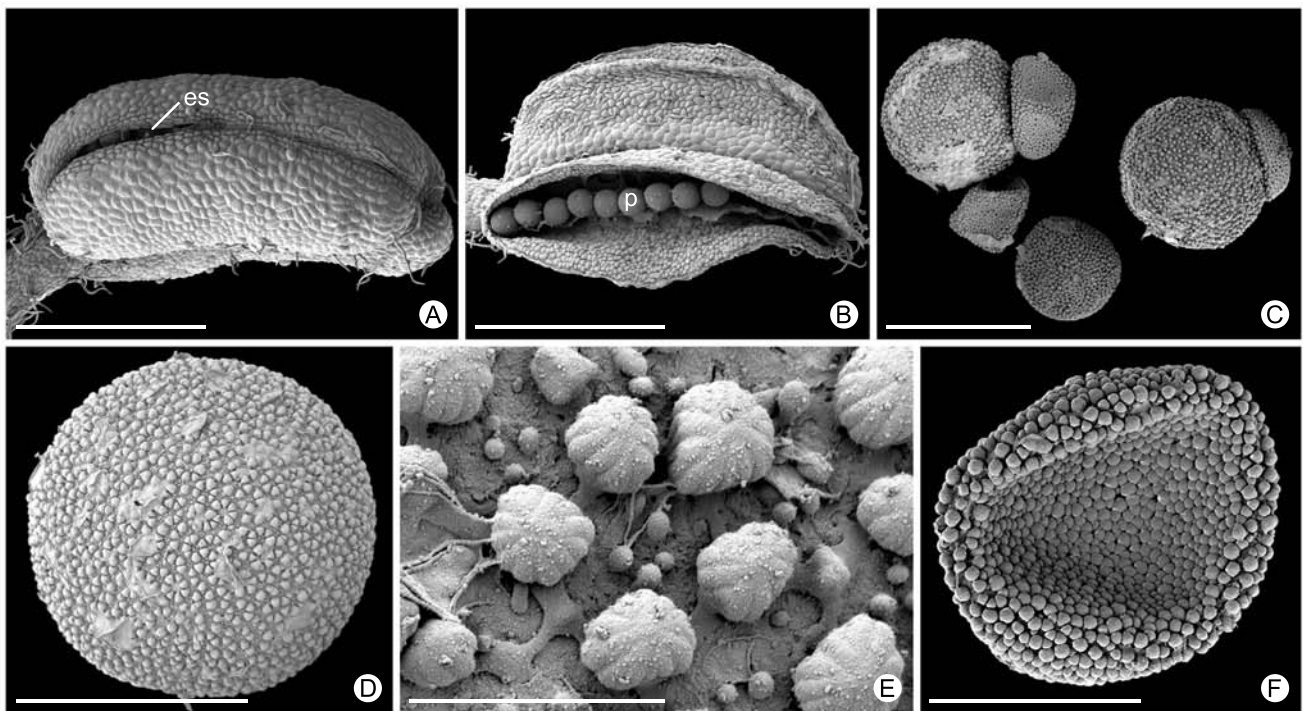


Figura 3. Cortes de flores mostrando o gineceu. Secções transversais (A, L–N). Secções longitudinais (B–K). *Croton floribundus* (A, G–J), *Croton lundianus* (B–D), *Croton urucurana* (E–F), *Astraea lobata* (K–N). A. Aspecto geral do ovário. B. Ovário com óvulos em início de diferenciação. C. Óvulo tegumentos externos se diferenciando (setas). D. Óvulo com tegumento interno se diferenciando. E. Óvulo com megasporócito em diferenciação; notar compostos fenólicos na epiderme e no obturador (asterisco). F–G. Diferenciação dos megásporos (ponta de seta). H. Megásporo binucleado. I–J. Megagametófito. K–N. Óvulo mostrando a vascularização (seta). ac = antípodas; ar = arquespório; ii = tegumento interno; ms = célula mãe do megásporo; nu = nucelo; ob = obturador; oi = tegumento externo; oo = oosfera; ov = óvulo; pn = núcleos polares da célula média; rb = feixe rafeal; sy = sinérgide. Barras = 200 µm em A, J–M; 100 µm em B–D; 50 µm em E–F; 25 µm em G–H.

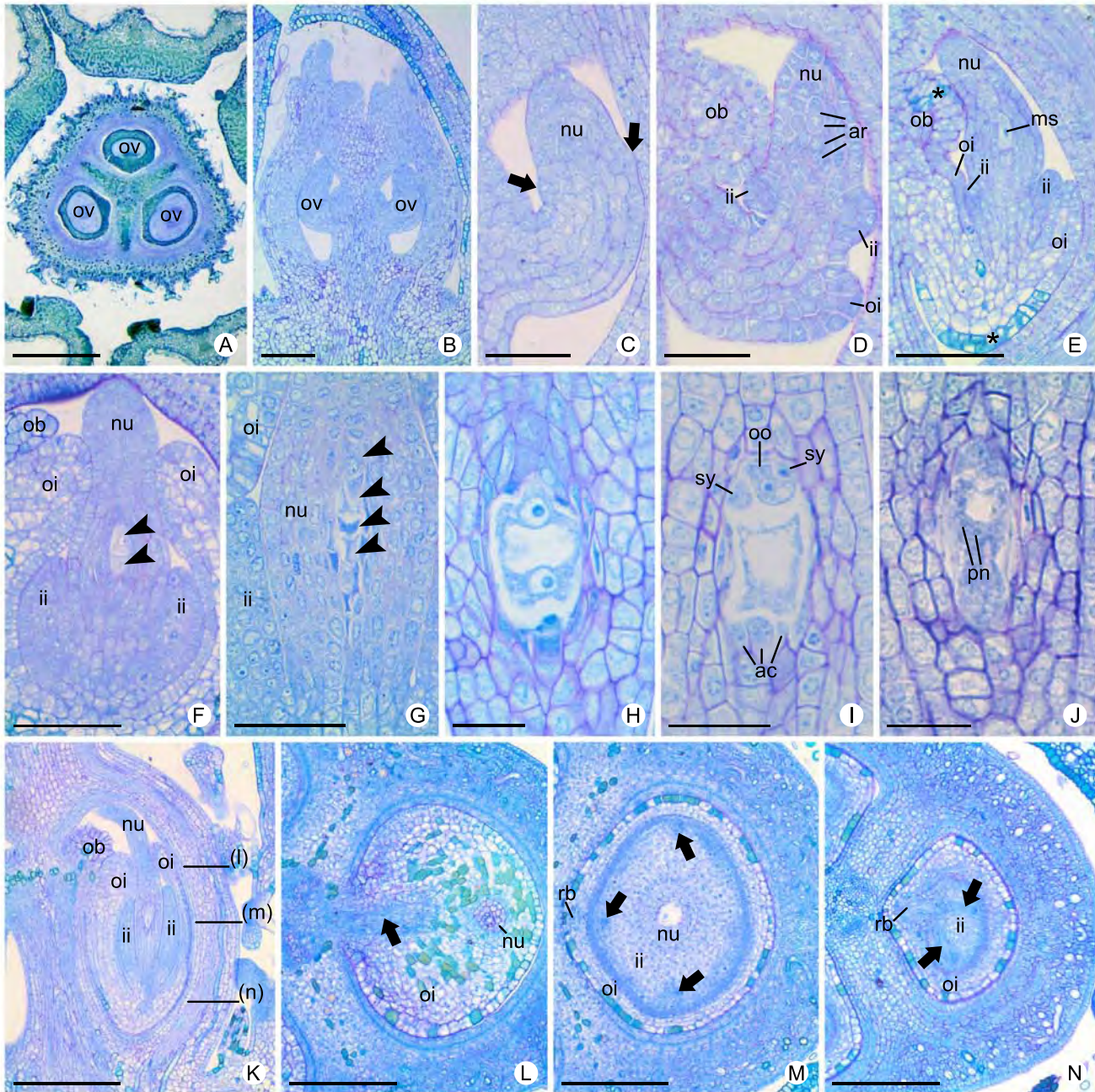
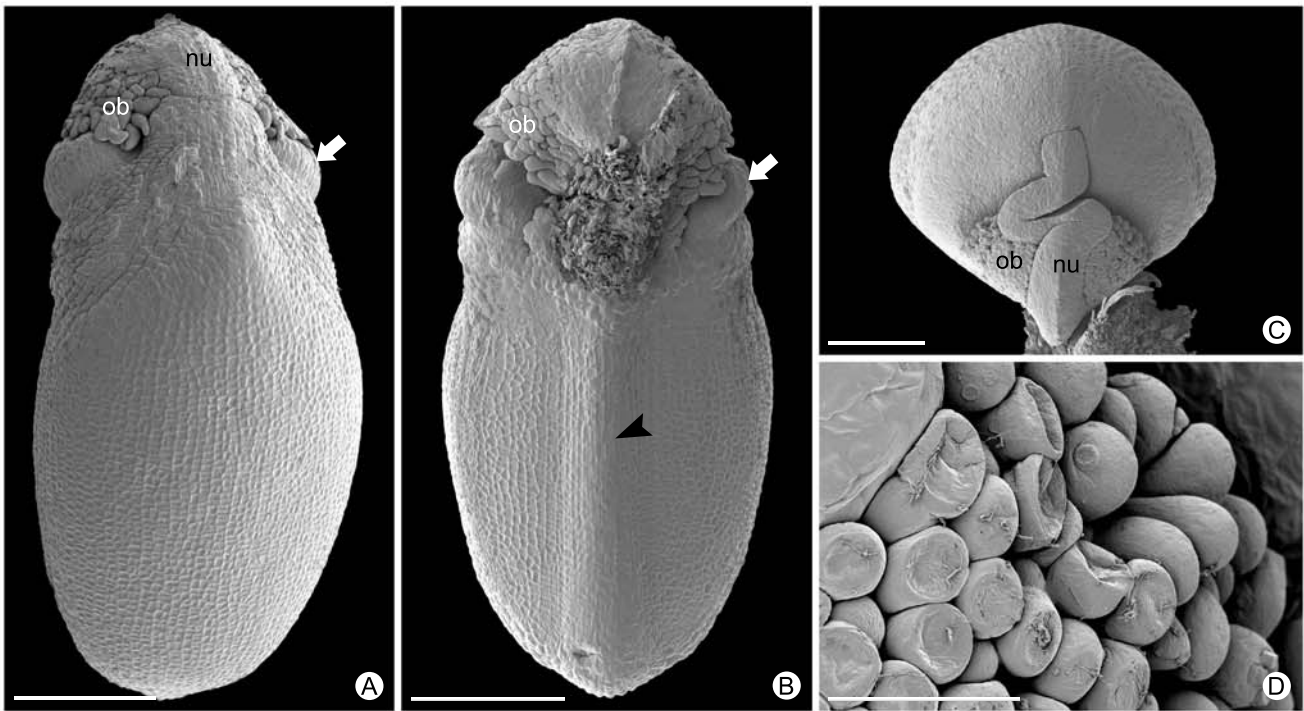


Figura 4. Óvulo maduro e obturador (MEV). *Croton glandulosus* (A–B). *Astraea lobata* (C–D). A. Face antirafeal; notar projeção do tegumento externo (seta). B. Face rafeal; notar projeções do tegumento externo (seta e ponta de seta). C. Face micropilar. D. Obturador. nu = nucelo, ob = obturador. Barras = 150 μm em A–C; 30 μm em D.



CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estudando a morfoanatomia floral de duas espécies *Astraea* e sete de *Croton* foi possível esclarecer que as estruturas filamentosas, das flores pistiladas, representam pétalas modificadas e que os nectários, dos dois tipos florais, são estames transformados. Os resultados obtidos também apoiam a segregação entre *Croton* e *Astraea*, já que nas flores desse último gênero aparecem estruturas semelhantes à coléteres (ausentes em *Croton*), tricomas moniliformes (simples em *Croton*) e nectários avascularizados (vascularizados em *Croton*). Além disso, em *Astraea*, as estruturas filamentosas, aqui interpretadas como pétalas, são bastante reduzidas e não possuem natureza secretora, ao contrário do observado para *Croton* com filamentos desenvolvidos e secretores em vários representantes.

O presente estudo aponta, também, a necessidade de se analisar a organização floral dos crotonóides articulados, grupo basal da subfamília Crotonoideae onde *Croton* e *Astraea* encontram-se incluídos, e de representantes da subfamília basal Cheilosoideae, para determinar a ocorrência de estames e pétalas transformados nesses grupos, a fim de melhor entender os processos morfológicos envolvidos na especialização floral de Euphorbiaceae.

Com relação à morfologia da anteras e óvulos, a maioria dos aspectos encontrados para *Croton* e *Astraea* coincidem com descrito para a família e não apoiam a segregação desses dois gêneros. Entretanto, a ocorrência de determinados caracteres como cristais estilóides, no tapete, idioblastos portadores de drusa no endotécio, óvulos com os dois tegumentos de origem epidérmica e megásporo funcional em posição micropilar, indicam que esses aspectos, descritos pela primeira vez para a família, precisam ser melhor investigados a fim de se determinar sua ocorrência e distribuição, dentro dos crotonoides articulados, e avaliar melhor seu potencial taxonômico.